Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH — NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Dieter FRÖSCH

aus Zofingen

Mit 27 Abbildungen und 6 Tabellen

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1971

Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch — Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Dieter FRÖSCH

aus Zofingen

Mit 27 Abbildungen und 6 Tabellen

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1971

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professor W. Stingelin und Privatdozent Dr. P. Fioroni.

Basel, den 22. Februar 1971

Professor H. P. LAUBSCHER

Dekan

UNIV. LEIDEN BIBL.

Separatabdruck aus Revue Suisse de Zoologie
Tome 78, fascicule 4, 1971

CURRICULUM VITAE

Am 23. Januar 1943 wurde ich, Dieter Frösch, als Sohn des Hans Frösch, Bankprokurist in Zofingen, und der Hedwig Anna, geb. Fischer, in Oftringen geboren.

Ich besuchte die Schulen in Oftringen, Zofingen und Aarau, wo ich im März 1963 die Maturität Typus A bestand. Nach einem Praktikum am Lichtklimatischen Observatorium von Arosa nahm ich im Frühjahr 1964 an der Universität Basel das Studium der Biologie mit Hauptfach Zoologie auf. Als Nebenfächer wählte ich Botanik, Chemie und Mikrobiologie.

Während meiner Studien besuchte ich Vorlesungen und Praktiken der Herren Professoren und Privatdozenten H. Erlenmeyer, S. Fallab, P. Fioroni, M. Geiger-Huber, R. Geigy, P. Huber, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reiff, D. Senn, R. Schenkel, W. Stingelin, C. Tamm und H. Zoller.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Privatdozent Dr. P. Fioroni an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel und am Laboratoire Arago (Faculté des Sciences de Paris) in Banyuls-sur-Mer (P.-O.).

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0099

Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten

von

Dieter FRÖSCH

Mit 27 Abbildungen und 6 Tabellen

INHALT

I. Einleitung 1070

II. Material und Methode 1071

III. Die Struktur des Zentralnervensystems frischgeschlüpfter Cephalopoden 1075

IV. Die funktionale Gliederung des Zentralnervensystems 1080

V. Die quantitativen Verhältnisse im Nervensystem frischgeschlüpfter Cephalopoden

Einleitung 1085

1. *Die Buccalganglien, das Subradularganglion* 1086

2. *Der Lobus brachialis* 1087

3. *Der Lobus pedalis* 1089

4. *Der Lobus pallio-visceralis* 1090

5. *Der Lobus basalis anterior und posterior* 1092

6. *Die optischen Ganglien* 1094

7. *Der Lobus frontalis inferior* 1095
8. *Der Lobus subfrontalis* 1097
9. *Das Verticalissystem* 1098
10. *Ganglion stellare und Ganglion gastricum* 1101

VI. Die Cerebralisationshöhe im Schlüpfmoment 1108

VII. Einige Probleme und Ergebnisse absoluter Grössenvergleiche . . . 1109

VIII. Diskussion 1113
Zusammenfassung 1116
Résumé 1117
Summary 1118
Verzeichnis der Abkürzungen 1119
Literatur 1120

I. EINLEITUNG

Das Zentralnervensystem der Cephalopoden nimmt in der anatomischen und sinnesphysiologischen Neurologie der Avertebraten eine Vorzugsstellung ein. Nicht nur hoffte man stets, durch vergleichend anatomische Studien die Vorgeschichte dieser einst formenreichen Molluskenklasse erhellen zu können, sondern bald wurde auch erkannt, dass das gut zugängliche Gehirn ein vorzügliches Objekt für histologische und experimentelle Untersuchungen abgibt.

Mit Cuvier (1817) und Chéron (1866) begann eine imposante Reihe von diesbezüglichen Arbeiten, deren Reichtum wir nur mit den bedeutendsten Vertretern würdigen können. Dietl (1878) und Pfefferkorn (1915) haben sich mit der Anatomie der Octopodengehirne, Thore (1939) überdies mit derjenigen von Sepioiden und Teuthoiden gründlich auseinandergesetzt. Von Boycott und Young stammen zahlreiche hervorragende Beiträge aus der neuesten Zeit, welche Struktur und Funktion des Zentralnervensystems aufklären. Diesen englischen Forschern verdanken wir die Kenntnis von der funktionalen Hierarchie der Hirnzentren. Die sinnesphysiologischen Arbeiten von Wells und Wells (1956-1959) an *Octopus vulgaris* und die vorzügliche biometrische Studie an 34 Cephalopodenarten des Mittelmeeres von Wirz (1959) sollen unsere grobe Uebersicht abschliessen.

Die wenigen Untersuchungen der entsprechenden embryonalen Situation stehen in keinem Verhältnis zu der Fülle von Arbeiten an Adultformen; sie sind immer im Rahmen der Beschreibung einer gesamten Embryogenese gefasst, so

dass heute noch immer eine detaillierte Darstellung der Ontogenese des innerhalb der Wirbellosen höchstentwickelten Gehirns fehlt. LANKESTER (1875), BOBRETZKY (1877), USSOW (1881), VIALLETON (1888), KORSCHELT und HEIDER (1890) sowie FAUSSEK (1900) sind die Autoren, welche sich zwar um diese Probleme verdient gemacht haben; sie lassen indes nicht vergessen, dass es heute einer neuen, gründlicheren Bearbeitung bedarf. Die Teuthologie entbehrt nämlich schon lange exakter histogenetischer und topographischer Angaben, welche geeignet wären, manche Diskussion um Homologiefragen des Nervensystems zu beseitigen.

Wir setzen uns mit der Untersuchung der Grössenverhältnisse im Gehirn frischgeschlüpfter Tintenfische das Ziel, Ausmass und Ursachen allometrischen Wachstums festzustellen. Ausserdem werden wir versuchen, diese Ergebnisse im Lichte der Phylogenese und der frühen postembryonalen Lebensweise der untersuchten Arten zu betrachten.

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Dr. P. Fioroni, Privatdozent an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel. Für seine mannigfaltige Beratung bin ich meinem verehrten Lehrer herzlich dankbar. Ebenso bin ich Frau Dr. K. Mangold-Wirz, Maître de Recherche au C.N.R.S., für ihre hilfreiche Unterstützung verpflichtet. Schliesslich sei Herr Professor P. Drach, Direktor des Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer (P.O., France) für die gastfreundliche Aufnahme in seinem Institut meines herzlichsten Dankes versichert. Herr Dr. J. Messenger war so freundlich, das Manuskript durchzulesen.

II. MATERIAL UND METHODE

Das Material für die vorliegende Arbeit wurde in den Sommermonaten der Jahre 1968 und 1969 in Banyuls-sur-Mer gesammelt. Der Laich von *Sepia officinalis* stammt aus der Reuse eines Fischers von Canet. Die Gelege von *Alloteuthis media* (herbier des Posidonies, Posidonienwiesen, ca. 20 m Tiefe), *Loligo vulgaris* (vase côtière, Schlammgrund, ca. 70 m Tiefe), *Rossia* spec. (vase côtière, auf Pinnaschale, ca. 80 m Tiefe), *Sepietta oweniana* (vase côtière, auf Mikrocosmos, ca. 80 m Tiefe) und *Sepiola* spec. (vase côtière, auf Aviculaschale, ca. 70 m Tiefe; vermutlich *Sepiola affinis*) wurden in der Gegend von Banyuls — Argelès — Canet mit dem Schleppnetz eingeholt und im Aquarium aufgezogen. Die Embryonen von *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Sepietta obscura* entstammen Zuchttieren, die im Laboratoire Arago gehalten worden sind. Die Eiablage letzterer zwei Arten im Aquarium und das gute Gedeihen ihrer Embryonen stellen einen bisher nicht beschriebenen, glücklichen Einzelfall dar. Ich schulde meinem Freund Dr. S. v. Boletzky ebenso wie meiner Braut für das

grosszügige Überlassen dieses seltenen Materials sehr herzlichen Dank. Die von *Argonauta argo* untersuchten Embryonen schliesslich wurden 1964 von Dr. R. Martin in Neapel gefunden und seien ebenfalls herzlich verdankt.

An den mit Magnesiumchlorid betäubten Tieren wurden unter der Binokularlupe (Wild M-5) die dorsale Mantellänge und -breite ausgemessen. MANGOLD (1963) hat dazu bei Sepioiden und Teuthoiden die Strecke „dorsaler Mantelrand-Abdomenspitze" und bei Octopoden „dorsale Augenmitte-Abdomenspitze" benützt. FIORONI (1964) hat in einer vergleichend biometrischen Studie für alle drei Ordnungen aus verständlichen Gründen nur noch die eine Distanz gemessen, (bis zur Augenmitte). Wir haben uns mit der Registrierung beider Längen wie auch der maximalen Mantelbreite Vergleichsmöglichkeiten offengelassen, (Tab. 1).

TABELLE 1

Mantelmasse der vier häufigsten Arten, gemessen an betäubten Schlüpfstadien.

	Mantelrand — Abdomenspitze dml	Augenmitte — Abdomenspitze dML	Mantelbreite dMB	
Octopus vulgaris	1.47 mm	1.84	1.17	(67 Individuen)
Eledone cirrosa	4.71	5.70	4.19	(45)
Sepia officinalis	7.77	9,56	6.60	(100)
Loligo vulgaris	2.89	3.73	2.02	(60)

Durch die einige Monate später vorgenommene zweite Messung an den fixierten Embryonen (Bouin, Susa) der vier häufigsten Arten konnten Schrumpfungsfaktoren ermittelt werden, die in einem späteren Kapitel mit quantitativen Sachverhalten des Zentralnervensystems in Zusammenhang gebracht werden sollen.

Das fixierte Material wurde über Alkohol-Methylbenzoat-Benzol in Paraplast (Brunswick Laboratories, St. Louis, Miss.), ein Gemisch von Paraffin (56—57°) und Plasticpolymeren, eingebettet und 7 oder 10 μ dick geschnitten. Die Präparate wurden grösstenteils mit Azan oder Hämalaun/Benzopurpurin gefärbt. Einige wurden einer Faserimprägnation nach Bodian unterzogen. Um die Vergleichbarkeit des Materials sicherzustellen, wurden die Fixierungs-, Entwässerungs- und Färbezeiten immer möglichst gleichgehalten. Von den meisten Arten konnten 5—7 Schnittserien von Schlüpfstadien für die cerebrale Volumenmessung verwendet werden; bei *Alloteuthis media* und *Argonauta argo* wiesen leider nur drei bzw. vier Exemplare, bei *Sepiola* spec. gar nur ein einziges den für eine volumetrische Untersuchung der Gehirnganglien notwendigen guten

Präparationszustand auf. Von den zahlenmässig gut vertretenen Arten haben wir je 5 Individuen aus dem $\pm 5\%$ – igen Streuungsbereich der dorsalen Mantellänge (dml) und je zwei Extremwerte ausgemessen.

Wir haben für die Volumenmessungen die Methode der optischen Flächenintegration gewählt. Dieses Verfahren, — auch Punktzählmethode genannt —, ist, wie die Entwicklung der Stereometrie in den letzten Jahren gezeigt hat (GAHM, 1968), allen diesbezüglichen Analyseverfahren überlegen, insbesondere der mit viel Mühe und Zeitaufwand zu handhabenden Planimetermethode. Die von uns photographisch hergestellte Integrationsplatte (Abb. 1.) verfügt über 64/400 Messpunkte und wurde in ein Kompensokular K 10x (Wild) mit verstellabrer Augenlinse eingebaut.

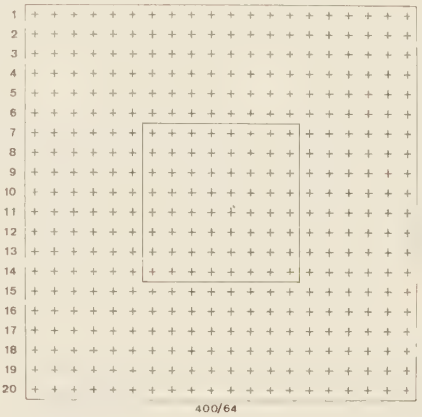

ABB. 1.
Integrationsplatte, 64/400 Messpunkte.

Da beim Punktzählverfahren jeder Punkt für eine bestimmte Fläche steht, kann das Volumen (V_1) eines Schnittes nach folgender Formel errechnet werden:

$$V_1 = p_1 \cdot a_v^2 \cdot H$$

Das Volumen eines ganzen Ganglions (V) erhält man durch Summieren aller Teilpunktzahlen (p_1—p_n) und Multiplikation derselben mit den gleichen Konstanten; diese bedeuten:

a_v = Gitterkonstante, Punktabstand in μ bei einer bestimmten Vergrösserung,
$_v$ = mikroskopische Vergrösserung, 40, 100, 200, 400, 500, 1000 ×,
p_1 = ausgezählte Punktzahl einer Fläche,
p = Totalpunktzahl eines Körpers (p_1—p_n)
H = Schnittdicke in μ

In einem von Punkten überlagerten Feld werden alle gerade noch innerhalb dessen Umrisse liegenden Punkte gezählt. Im statistischen Mittel eliminieren sich diejenigen Punkte gegenseitig, welche von innen wie von aussen knapp an die Feldgrenze stossen. Je mehr Punkte eine Fläche überlagern, desto grösser wird die Zahl der integrierten Teilflächen und desto genauer die Messung. In einem Vergleich von 30 Probemessungen an je 6 Flächen, ausgeführt mit Planimeter

und Integrationsokular, ergaben Punktzahlen von 100 und mehr maximale Abweichungen des optischen Verfahrens zum mechanischen von ± 0.6%, bei nur ca. 70 Messpunkten aber bereits von 10%. Es wurde in der Folge darauf geachtet, bei Unterschreiten der empirischen Schwelle von 100 Punkten die nächststärkere Vergrösserung zu wählen. Kommen deutlich mehr als 200 Punkte über eine Fläche zu liegen, so beschränkt man sich auf die ausserhalb gelegenen und subtrahiert sie von 400.

Die Lösung des Problems, wieviele Schnitte eines Ganglions zu messen sind, ist durch die Gitterkonstante a_v der aktuellen Vergrösserung gegeben; der Abstand von einer Messung zur nächsten muss in der Grössenordnung des aktuellen, der jeweiligen Vergrösserung entsprechenden Punktabstandes liegen, keinesfalls darf er grösser sein. Ein Beispiel soll das Problem erläutern:

Bei einem optischen Ganglion von *Rossia* spec. wurden auf 28 Schnitten im Durchschnitt 182 Punkte gezählt. Das Ganglion erstreckt sich über 140 Schnitte von 10 μ Dicke. In der medialen, umfangreichsten Zone wurde mit der Gitterkonstante von 115.5 μ gemessen, (8 Schnitte), in den lateralen Teilen mit 45.5 μ, (20 Schnitte). Es hätte genügt, im lateralen Bereich jeden 4. bis 5. Schnitt (40 bis 50 μ Abstand), im medialen gar nur jeden 11. bis 12. (110 bis 120 μ Abstand) auszumessen, um der Genauigkeit des Instrumentes Genüge zu leisten. Tatsächlich wurde hier jedoch durchwegs jeder 5. Schnitt gemessen.

Gesamthaft bietet diese optische Methode gegenüber der planimetrischen zahlreiche Vorteile. Insbesondere erübrigt sich das Anfertigen genauer Zwischenbilder auf photographischem Weg oder mit Projektionsspiegel. Eine nicht zu unterschätzende Fehlerquelle ist damit eliminiert, ganz zu schweigen von der enormen Zeitersparnis.

Die für eine topographische Übersicht des embryonalen Gehirns notwendigen Rekonstruktionen wurden durch Projektion jedes zweiten (*Eledone cirrosa*) und jedes fünften (*Sepia officinalis*) Schnittes vollständiger Sagittalserien auf eine parallel zur Schnittebene liegende Zeichnungsebene entworfen. Der jeweils folgende Schnitt wurde dabei entlang einer perspektivischen Achse um einen konstanten Betrag (Schnittdicke × Vergrösserungsfaktor) vom vorherigen abgesetzt. Mit der Schattierung der Aussenflächen hat sich eine gewisse Plastizität ergeben.

Die Absicht, Proportionsverschiebungen zu beschreiben, führt uns in das Gebiet der Allometriemessung, welche eine heute vielgebrauchte Möglichkeit der Darstellung von Wachstumsrelationen zwischen verschiedenen Organen ist. Sie kommt dem verbreiteten Bedürfnis nach quantitativer Erfassung morphologischer Situationen entgegen. Durch den in der einschlägigen Literatur nicht einheitlichen Gebrauch des Begriffes „Allometrie" sind wir genötigt, unsere im wesentlichen bei RÖHRS (1961) entlehnte Definition davon wiederzugeben:

Allometrie kann im statischen wie im dynamischen Sinne verwendet werden. Im ersten Fall meint der Begriff Proportionsunterschiede eines Organsystems

zwischen den Zeitpunkten H und H′. Ein zur Zeit H′ überdimensioniertes Organ (verglichen mit dem Zustand bei H) kann als allometrisch positiv entwickelt angesprochen werden. Im zweiten, häufigeren Fall werden kontinuierliche Proportionsveränderungen über einen gewissen Zeitabschnitt erfasst. Diese entsprechen sehr oft der eigentlichen Allometrieformel, welche auf SNELL (1891) zurückgeht:

$$y = b \cdot x^a$$

wobei x und y der Grössenzunahme zweier Organsysteme entspricht, x zum Beispiel der Zunahme des Körpervolumens und y des Hirnvolumens. Der Exponent a ist die eigentliche Allometriekonstante; sie wird aus der logarithmischen Form der Gleichung errechnet, welche eine Regressionsgerade darstellt:

$$a = \frac{\log y - \log b}{\log x}$$

b ist die sog. Integrationskonstante. Sie steht für Faktoren, die das Körpervolumen und das Hirnvolumen in gleicher Weise beeinflussen. Ihr Wert kann bei $x = 0$ errechnet werden.

Wenn in einem Organsystem die Grössenzunahme eines Teils zu der eines anderen in einem konstanten Verhältnis verläuft, so spricht man von einer „einfachen" Allometrie. Nicht immer freilich verlaufen Wachstumskorrelationen linear; komplexe Allometrieverhältnisse können eintreten, sobald ein Entwicklungsablauf Verzögerungen oder Beschleunigungen erfährt, wie wir das am Schluss der Arbeit im frühen Postembryonalstadium des Kalmars werden feststellen können, (p. 1114).

III. DIE STRUKTUR DES ZENTRALNERVENSYSTEMS FRISCHGESCHLÜPFTER CEPHALOPODEN

EINLEITUNG

Die Gehirne der Octopoden wie auch die der früher zu den Decapoden zusammengefassten, neuerdings als eigene Ordnungen taxierten Sepioiden und Teuthoiden, (MANGOLD und FIORONI, 1971), weisen unter sich eine erstaunliche Uniformität auf. Es erscheint uns daher statthaft, uns bei der anatomischen Beschreibung des Zentralnervensystems auf die gruppentypischen Merkmale der drei Ordnungen (Tab. 2.) zu beschränken.

Das Zentralnervensystem gliedert sich in einen über und einen unter dem Oesophag gelegenen Ganglienkomplex. Die darin zusammengefassten Ganglien

TABELLE 2

Systematische Stellung der untersuchten Arten.

Ordnung	*Unterordnung*	*Familie*	*Art*
Octopoda	*Incirrata*	*Octopodidae*	*Octopus vulgaris*
			Eledone cirrosa
		Argonautidae	*Argonauta argo*
Sepioidea		*Sepiidae*	*Sepia officinalis*
		Sepiolidae	*Rossia spec.*
			Sepietta obscura
			Sepietta oweniana
			Sepiola spec.
Teuthoidea	*Myopsida*	*Loliginidae*	*Alloteuthis media*
			Loligo vulgaris

werden inskünftig Lobi genannt; zu ihrer Kennzeichnung haben wir die alte Nomenklatur von DIETL (1878) verwendet, die auch WIRZ (1959) sowie BOYCOTT und YOUNG in zahlreichen Arbeiten beibehalten haben:

Lobus buccalis superior Lobus frontalis inferior Lobus frontalis superior Lobus subverticalis Lobus subfrontalis Lobus verticalis Lobus basalis anterior Lobus basalis posterior	supraösophagealer Teil
Lobus magnocellularis	
Lobus brachialis Lobus pedalis Lobus pallio-visceralis Lobus accessorius	subösophagealer Teil

THORE (1939) hatte demgegenüber einige Gehirnabschnitte umbenannt: Lobus centralis (Lobus basalis anterior), Lobus occipitalis (Lobus basalis posterior) und Lobus lateralis (Lobus pedalis) schienen ihm für seinen Situationsplan des Gehirns adäquatere Namen zu sein. Die neuere Literatur hat THORE's Nomenklatur nicht übernommen, obwohl seine vorzüglichen Untersuchungen, abgesehen von einigen Homologiefragen, allgemeine Anerkennung fanden. Er glaubte,

beweisen zu können, dass der Lobus frontalis inferior der Zehnarmigen in der Tat der pars posterior des Lobus buccalis superior der Octopoden homolog sei, und ersterer demnach bei zehnarmigen Formen gar nicht existiere. Die relative Dezentralisation des Gehirns von Sepioiden und Teuthoiden war für den schwedischen Forscher nicht ein gegenüber den Octopoden primärer phylogenetischer Sachverhalt, sondern eine sekundäre Folge von Platzmangel wegen der enormen Vergrösserung der optischen Ganglien. Diese Ansicht konnte indessen im weiteren Verlauf der Diskussion nicht Fuss fassen. Das Problem ist aber noch weit von einer Lösung entfernt, vor allem deshalb, weil bis heute ausführliche Ontogenesestudien fehlen.

Wir haben uns die ausführliche Studie THORE's zum Verständnis der Anatomie dienstbar gemacht und daraus den Begriff der „pons" für eine intracerebrale Medullarverbindung entlehnt. Bei histologischen Abgrenzungen innerhalb des Gehirns haben wir uns an die Vorarbeiten von BOYCOTT und YOUNG gehalten.

Wenn wir von Schlüpfstadium sprechen, so meinen wir ein Tier, das sich soeben der Eihülle entledigt hat. Die Bezeichnung „Stadium", welche eigentlich einen Zeitabschnitt bedeutet, ist nur insofern gerechtfertigt, als der Schlüpfmoment innerhalb einer Art tatsächlich in geringem Mass zeitlich variabel ist. Von „Adulttieren" dürfen wir streng genommen gar nicht reden, weil Cephalopoden nicht wie homoiotherme Formen zu einer endgültigen Grösse heranwachsen, sondern zeitlebens einem stetigen Wachstum unterliegen. Es seien deshalb immer geschlechtsreife Tiere gemeint.

DAS NERVENSYSTEM FRISCHGESCHLÜPFTER OCTOPODEN

Alle wesentlichen strukturellen Merkmale des Gehirns eines adulten Octopoden sind beim frischgeschlüpften Tier bereits gut ausgebildet (Abb. 2 + 5). Nicht nur sind schon sämtliche Gehirnnerven vorhanden, sondern auch die gewebliche Differenzierung der mannigfaltigen Neuronentypen ist weit fortgeschritten. Wird das Adulttier in der Medianen vom Oesophag, dem Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen, den Nn. stomatogastrici und einigen Blutgefässen durchzogen, so kommt bei der Larve noch ein von Fall zu Fall recht massiver Dottergang (Verbindung zwischen äusserem und innerem Dottersack) dazu, der den supraösophagealen Komplex (das eigentliche Cerebralganglion) vom subösophagealen klar trennt. Die Verbindung dieser beiden Hirnhälften wird durch verschiedene Konnektive und Brücken bewerkstelligt, so dass sämtliche Unterschlundloben mit dem Cerebralganglion in direktem Kontakt stehen. Der Lobus magno-

cellularis stellt als brückenartige Formation (Pons Lobi basalis posterioris-pedalis) die breiteste Verbindung zwischen Cerebralganglion und Pedallobus dar. Gleichzeitig verbindet er diesen mit dem Lobus pallio-visceralis. Obschon Octopoden, die mehrheitlich am Grunde kriechen und nicht annähernd das Schwimmvermögen vieler Decapoden erreichen (ZUEV, 1966), über kein Riesen-

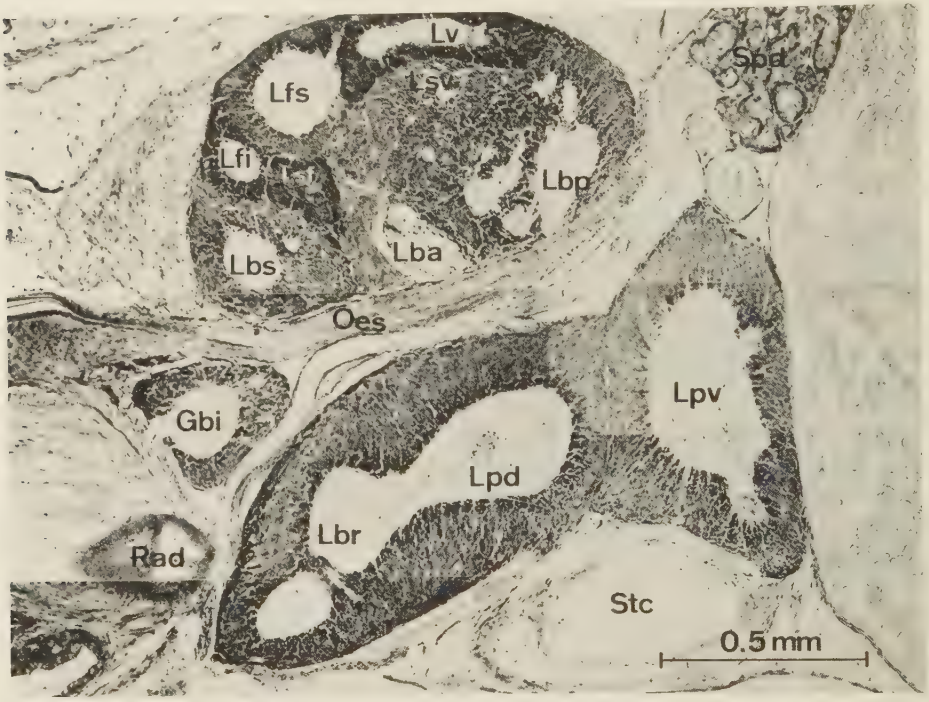

ABB. 2.

Sagittalschnitt durch das Gehirn einer frischgeschlüpften *Eledone cirrosa*.

fasersystem verfügen, ist ihr Lobus magnocellularis wohl ausgebildet. Er erreicht indessen nur etwas mehr als die Hälfte des Volumens der Zehnarmigen (WIRZ, 1959), deren viele ein solches System aufweisen. Der Anteil an Fasern gegenüber den zellulären Zonen ist im ganzen Gehirn und in den peripheren Ganglien bei Adulttieren deutlich grösser als bei Schlüpfstadien. Diese Tatsache kann indessen erst dann richtig interpretiert werden, wenn Anzahl und Grösse der Neuronen einzelner Ganglien bekannt sind, wie das für adulte *Octopus vulgaris* schon der Fall ist (YOUNG, 1963).

Ueber proportionale Unterschiede zwischen den Gehirnen adulter und frischgeschlüpfter Tiere geben spätere Kapitel Auskunft.

Das Nervensystem frischgeschlüpfter Sepioiden und Teuthoiden

Die geringere Zentralisation des Ganglienkomplexes dieser beiden Ordnungen ist auch bei eben geschlüpften Exemplaren offensichtlich, (Abb. 3, 4). Die drei subösophagealen Loben sind deutlich voneinander getrennt. Der bei Octopoden

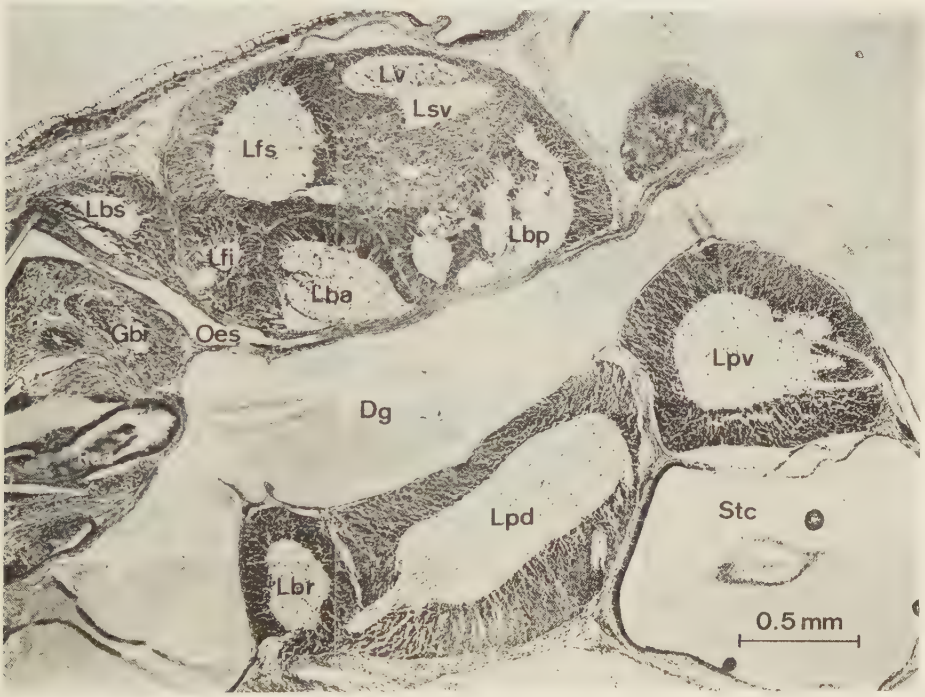

Abb. 3.

Sagittalschnitt durch das Gehirn einer frischgeschlüpften *Sepia officinalis*.

im Cerebralganglion gelegene Lobus buccalis superior ist klar nach vorne abgesetzt, (Abb. 6). Ein weiterer Lobus der Octopoden fehlt hier ganz, der Lobus subfrontalis oder das „accessorische Marklager", (Dietl, 1878). Die Bezeichnung subfrontalis stammt von Thore (1939) und wurde als topographisch exakter Begriff in der neueren Literatur dem ursprünglichen Namen vorgezogen. Der Lobus verticalis ist bei unseren zehnarmigen Vertretern einheitlich, während er bei Octopoden in 5 Längsgyri aufgeteilt ist. Was das Riesenfasersystem betrifft, kann die Feststellung von Thore (1939), wonach Sepioliden über keine Riesen-

zellen verfügen, für die untersuchten Schlüpfstadien dieser Familie bestätigt werden. Alle Hirnnerven und peripheren Ganglien sind im Schlüpfmoment bei diesen zwei Ordnungen vorhanden. Das Riesenfasersystem ist bei den beiden Loliginiden und bei *Sepia officinalis* schon vollständig angelegt. Die gewebliche

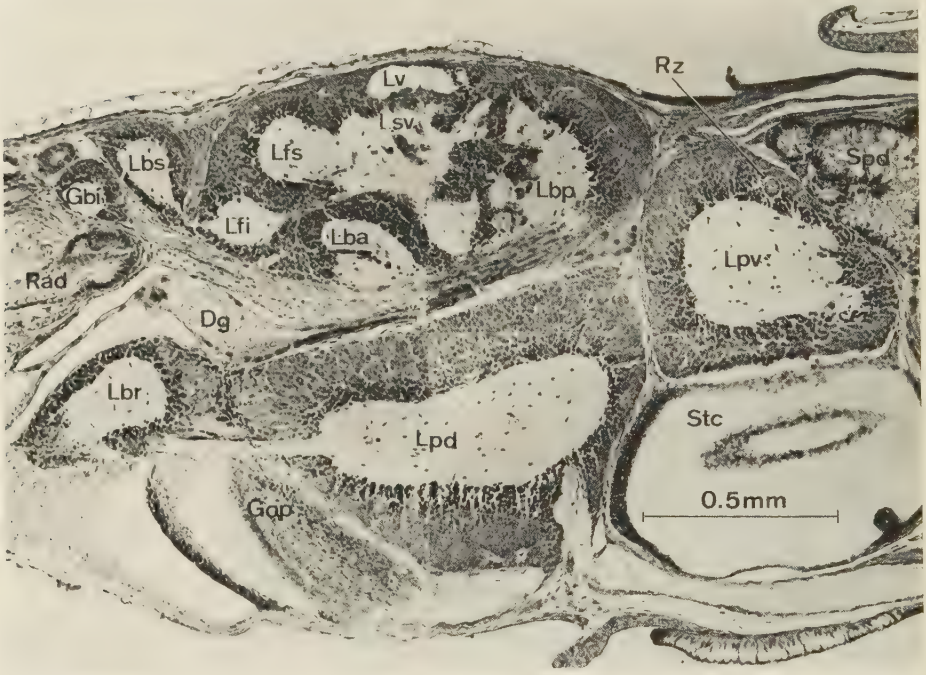

Abb. 4.
Sagittalschnitt durch das Gehirn eines frischgeschlüpften Kalmars, *Loligo vulgaris*.

Zelldifferenzierung im Gehirn ist bei den zur Untersuchung gelangten Sepioiden, zumal bei *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., entsprechend ihrem schon adultnahen generellen Schlüpfzustand weiter vorgerückt als bei den zwei teuthoiden Vertretern.

IV. DIE FUNKTIONALE GLIEDERUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

Kaum ein Nervensystem wurde in Bezug auf seine Funktion je so gründlich untersucht wie das der Cephalopoden. Durch Elektrostimulation und partielle Läsionen konnte die englische Schule um Boycott und Young sowie Wells

und WELLS detaillierte Angaben über dessen Physiologie machen. Wir wollen diese hier zusammenfassend wiedergeben, bilden sie doch den Hintergrund unserer Betrachtungen in den noch folgenden Kapiteln. Nur in Kenntnis der wichtigsten Hirnfunktionen ist es sinnvoll, quantitative Analysen vorzunehmen.

Es werden im Nervensystem fünf Funktionsbereiche unterschieden, ein peripherer (1) und vier zentrale (2—5):

1) *Niedere motorische Zentren.* Viele Reflexzentren sind nicht im Zentralnervensystem lokalisiert, sondern in peripheren Strukturen wie den Armnerven und dem Stellarganglion, (GRAY, 1960).

2) *Intermediäre motorische Zentren.* Diese werden von den subösophagealen Loben repräsentiert. Die zugehörigen Neurone sind gross. Der Durchmesser der grössten Zellen dieser Zentren beträgt beim adulten *Octopus vulgaris* im Mittel mehr als 15 μ, (YOUNG, 1962). Entsprechende Messungen an unseren frischgeschlüpften Tieren haben zu folgenden Werten geführt:

Argonauta argo	6— 8 μ
Eledone cirrosa	8—10
Octopus vulgaris	6— 8
Rossia spec.	15—18
Sepia off.	20—25 [1]
Alloteuthis media	6— 8 [1]

[1] Hier sind die noch grösseren Riesenneurone ausgenommen.

Der Lobus pallio-visceralis kontrolliert Mantel und Visceralkomplex, der Lobus pedalis den Trichter und die Augenmuskulatur, und schliesslich werden die Arme vom Brachial- und Pedallobus motorisch innerviert. Die Stimulation der intermediären motorischen Zentren wird von *Octopus vulgaris* mit einer ganzen Reihe von unkoordinierten Bewegungen beantwortet. Man kann auf diese Weise gewissermassen ein Inventar von Bewegungselementen der entsprechenden Effektoren aufnehmen. Ein *Octopus*, dessen Gehirn bis auf die subösophagealen Teile lädiert wird, bleibt reglos am Grunde liegen, lediglich die Visceralfunktionen bleiben intakt. Bei *Sepia officinalis* tritt im selben Fall ein erstaunliches Verhalten zutage; sie bleibt koordiniert und unaufhörlich aktiv. Hier sind folglich die isolierten intermediären Zentren imstande, eine sinnvoll ablaufende Motorik aufrechtzuerhalten. Die relative Autonomie dieser Zentren kann nach WIRZ (1959) einem weniger hohen Grad der Cerebralisation entsprechen.

3) Die *höheren motorischen Zentren* sind in den Lobi basales anterior und posterior lokalisiert. Ihre Neuronen sind kleiner als die primären motorischen, zu denen sie ihre Axone senden. Die Mehrzahl der afferenten Fasern stammt aus

den optischen Ganglien, viele aber auch aus den anderen supraösophagealen Loben. Durch Stimulation wurde im vorderen Basallobus ein Zentrum der Kopf- und Armbewegung, im medialen hinteren eines für Trichter und Mantel und in

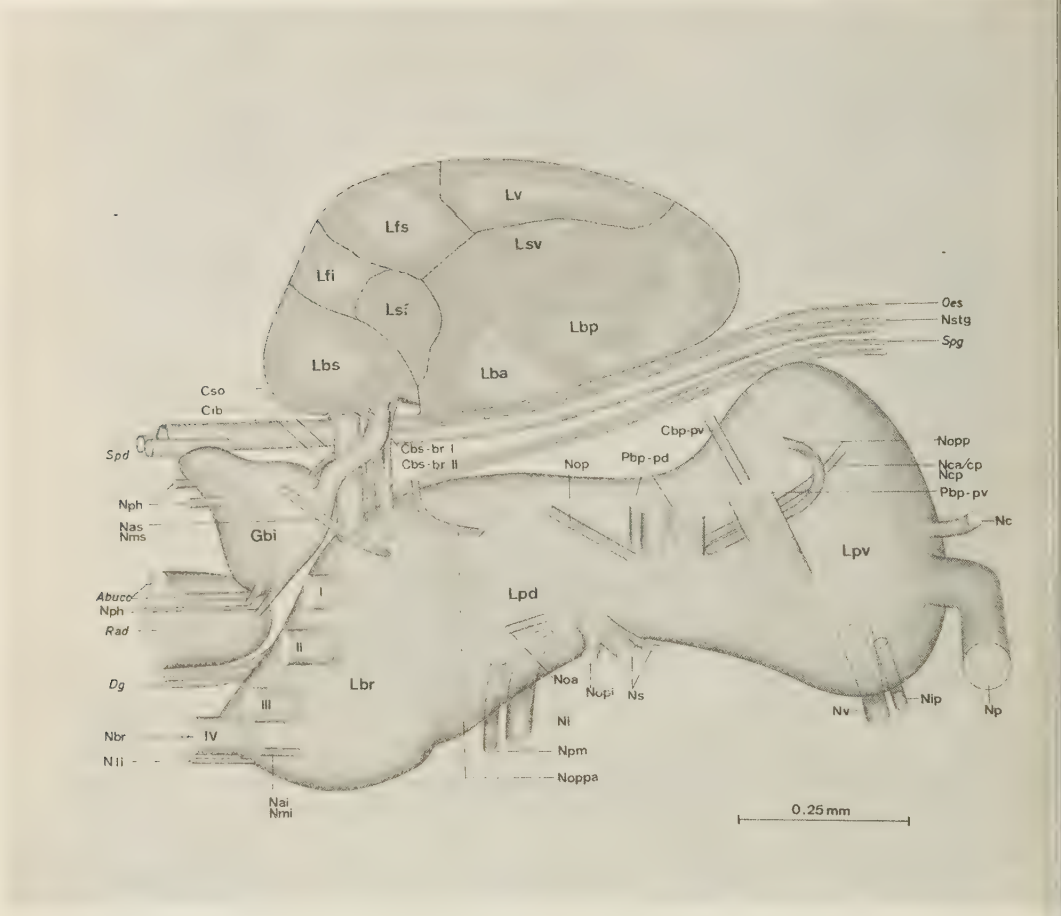

ABB. 5.

Rekonstruktion der Unterschlundganglien einer frischgeschlüpften *Eledone cirrosa*; Cerebralganglion im medianen Schnitt, schematisch.

dessen lateralem Teil eines für die Chromatophorenaktivität gefunden. Die der elektrischen Reizung folgenden Bewegungsabläufe sind denjenigen von Angriff und Abwenden beim Beutefang ähnlich, und es liegt nach Ansicht der englischen Autoren nahe, anzunehmen, dass ein relativ einfacher Reiz, wie ihn der elektrische Schock darstellen mag, im Basallobus genügt, um komplizierte Verhaltensmuster auszulösen.

Bei Läsion dieser Abschnitte wird ein umfangreiches Fehlverhalten offenbar. Die unilaterale Verletzung führt bei gleichzeitiger Operation der Augenganglien dazu, dass das Tier unablässig im Kreise herum kriecht oder schwimmt. Werden

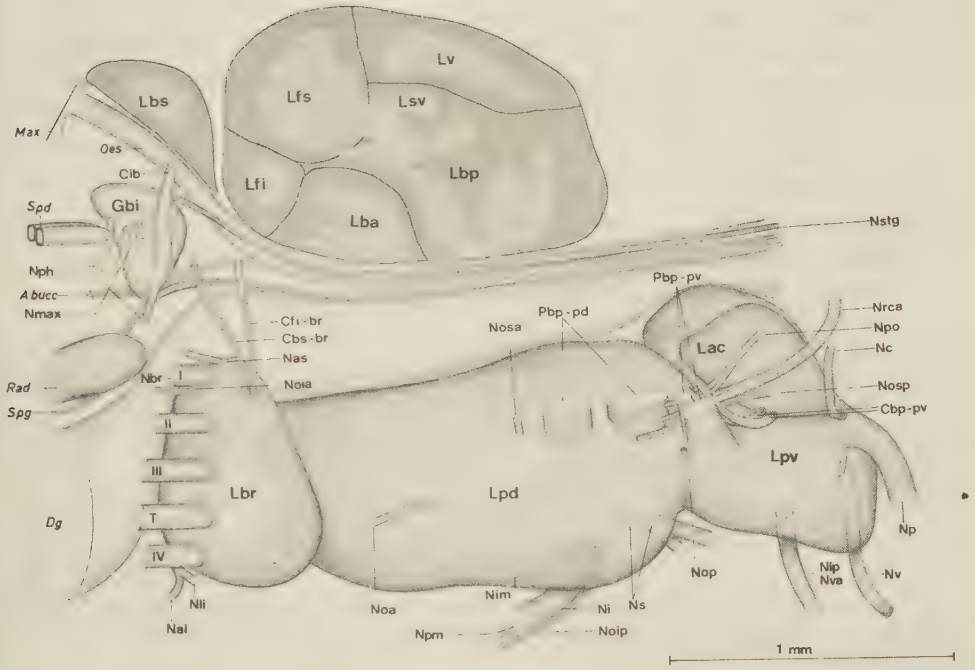

ABB. 6.
Rekonstruktion der Unterschlundganglien einer frischgeschlüpften *Sepia officinalis*; Cerebralganglion im medianen Schnitt, schematisch.

dagegen nur die optischen Ganglien lädiert, so regt sich das Tier überhaupt nicht mehr, was bedeutet, dass die beiden Hälften der Basalloben sich in ihrer Wirkung gegenseitig hemmen. Die höheren motorischen Zentren spielen bei *Octopus vulgaris* und *Sepia officinalis* nicht die gleiche Rolle; während sie bei dieser lediglich als Inhibitor der relativ autonomen primären Motorikzentren fungieren, so sind sie bei jenem selbst für die Antworten auf äussere Reize besorgt, wie oben erwähnt ein Zeichen höherer Cerebralisation.

4) Die *primären Sinneszentren* sind der Funktionsbereich der Rezeption, der Gruppierung, der selektiven Weiterleitung und zum Teil sogar der Speicherung (optische Ganglien) von Information. Chemische und taktile Reize werden vor allem durch die Saugnäpfe und die Schlundpartie aufgenommen. Von den Lippen treten Fasern zum Buccallobus und treffen in dessen hinterer Partie auf solche des Brachiallobus, welche chemische und taktile Information von den Saugnäpfen heranführen. Einige dieser letzteren wurzeln bereits in einem analytischen Zentrum des Brachiallobus. Viele sensible Bahnen enden freilich erst im Lobus buccalis superior und Lobus frontalis inferior, welche zusammen mit dem Lobus subfrontalis die wichtigsten Zentren für diese Rezeptoren darstellen.

Die bei vielen Formen mächtigen optischen Ganglien sind durch mannigfache Faserverbindungen mit fast allen supraösophagealen Loben (ausgenommen den Vertical-, den Buccal- und den Subfrontallobus), sowie dem Lobus magnocellularis und dem Lobus brachialis verbunden. Dazu kommen noch die Bahnen zum entsprechenden Rezeptor, der Retina. In den optischen Ganglien sind die Strukturen zu suchen, welche visuelle Information verarbeiten und speichern. Das bewerkstelligen sie aber nur zusammen mit dem anschliessend noch zu besprechenden Verticalissystem einwandfrei.

5) *Höhere Integrationszentren.* Die Lobi verticalis, subverticalis, frontalis superior und subfrontalis (nur bei Octopoden) bilden zusammen das von BOYCOTT und YOUNG so geheissene *vertical lobe system.* Dieses Verticalissystem ist Sitz sehr komplexer und in vielen Einzelheiten noch nicht durchschauter Integrationsfunktionen. Der Lobus verticalis und der Lobus subfrontalis haben keine direkten Verbindungen zu den primären motorischen Zentren, auch zeichnen sie sich vor allen anderen durch einen eigenartigen Zelltyp aus. Sie enthalten nämlich zahlreiche kleine Unipolaren, deren Durchmesser beim adulten *Octopus vulgaris* nie mehr als etwa 5 μ beträgt, (YOUNG, 1963). Bei einigen unserer Arten ergeben die gleichen Messungen frischgeschlüpfter Tiere folgende Werte:

Argonauta argo	4 μ
Eledone cirrosa	5
Octopus vulgaris	4
Sepia officinalis	6—8
Alloteuthis media	5

Diese Amakrinen oder Globulizellen (HANSTRÖM, 1928) lassen sich mit basischen Farbstoffen viel intensiver anfärben als etwa Motoneuronen.

Die afferenten Bahnen des Verticalissystems stammen aus dem Tractus opticus, dem Brachiallobus und der Buccalregion. Die optischen Fasern gelangen vorerst zum lateralen Teil des Lobus frontalis superior, wo sie mit solchen des unteren Frontallobus (und vermutlich anderer chemotaktiler Zentren) zusammentreffen. Viele dieser nun vereinigten Fasern gelangen in den medialen Teil und

von dort in den Verticallobus. Die davon ausgehenden Axone andererseits lassen sich in drei Gruppen zusammenfassen: Eine erste verlässt den Lappen gar nicht, eine grosse zweite zieht zum Lobus subverticalis I und eine dritte endlich verlässt ihn in Richtung des oberen Frontallobus. Der subverticalis I erhält somit die Mehrheit der Lobus verticalis-Fasern, sämtliche Fasern aus der Lateralpartie des Lobus frontalis superior und — durch ein Brachio-cerebralkonnektiv — einige wenige Brachialisfasern. Der Grossteil seiner efferenten Bahnen gelangt in die optischen Ganglien, die deshalb den wichtigsten Bestimmungsort der Fasern des Verticalissystems darstellen.

Die klassischen Versuche der englischen Schule haben die aussergewöhnlich komplexe Funktionsweise dieses höchsten Integrationsbereiches erhellt. Sie haben im wesentlichen ergeben, dass das Verticalissystem bei *Octopus vulgaris* Träger zweier in hohem Masse voneinander unabhängiger Lernmechanismen ist. Ablationsversuche in diesem Bereich zeitigen keine offenkundige Wirkung. Erst bei genauer Analyse von gelernten spezifischen Verhaltensweisen werden Fehlleistungen sichtbar, die auf ein Nachlassen des Gedächtnisvermögens hinweisen. Ebensowenig ist durch Elektrostimulation ein peripherer Effekt zu erzielen.

Die optischen Ganglien, der obere Frontallobus und der Verticallobus stellen zusammen das visuelle System dar, der untere Frontal-, der Subfrontal- und wiederum der vertikale Lobus das taktile System. Durch die Läsion des einen wird das andere System nicht beeinträchtigt, mit Ausnahme einer Verletzung des Verticallobus, die beide Gedächtnisprozesse verlangsamt. Die optischen Ganglien sind das funktionale Aequivalent zum gesamten taktilen Komplex (Lobus frontalis inferior, Lobus subfrontalis und Armnerven). Beide sind Gedächtnisspeicher und vom Lobus frontalis superior und dem Verticallobus überlagert. Diese haben in bezug auf beide Speicher verstärkende und integrierende Wirkung. Die Tatsache, dass ihre Läsion das taktile und das optische Gedächtnis nur teilweise eliminiert, hat zur Entdeckung von „Ersatzgedächtnissen" im optischen und subfrontalen Lobus geführt.

V. DIE QUANTITATIVEN VERHÄLTNISSE IM NERVENSYSTEM FRISCHGESCHLÜPFTER CEPHALOPODEN

Einleitung

Wenn wir aufgrund volumetrischer Untersuchungen über den Grad cerebraler Funktion befinden, so müssen wir uns vor Augen halten, dass damit der grösseren Anzahl Neurone oder Fasern stillschweigend auch die umfangreichere Funktion impliziert wird. Es ist freilich berechtigt, gerade im Lichte der Ablationsexperimente

von BOYCOTT und YOUNG eine Beziehung zwischen Grösse und Funktionsgrad anzunehmen.

Die intracerebralen Volumenverhältnisse sind Indizien für die systematische Stellung der Art, aber auch für ihre spezifische Lebensweise. WIRZ hat 1959 unter Berücksichtigung beider Komponenten, der phylogenetischen wie der ökologischen, die systematische Klassierung vieler rezenter Cephalopoden erhärtet.

Im Schlüpfstadium überwiegt die erste Komponente als konstituierender Faktor sicher die zweite, denn das einheitliche embryonale Milieu erfordert noch relativ wenig Anpassung. Es ist aber ein Irrtum, anzunehmen, wir hätten es beim Gehirn eines frischgeschlüpften Individuums mit einer ausschliesslich phylogenetisch bedingten Situation zu tun, frei von Umweltbeeinflussung. Die Anpassung an die Umwelt kann im Laufe der Stammesgeschichte genetisch festgelegt werden und beeinflusst auf diesem Wege den embryonalen Phänotypus lange bevor er den spezifischen Milieubedingungen ausgesetzt wird. Es wäre deshalb sehr problematisch und würde Grundfragen der Biologie berühren, wenn wir bei der Betrachtung eines embryonalen Gehirns die konstituierenden Faktoren „Stammesgeschichte" und „Umwelt" klar zu trennen versuchten.

Wir werden fortan die Ergebnisse der Arbeiten von WIRZ (1959) und MANGOLD (1963) im Auge behalten und mehrfach Vergleiche anstellen zwischen den darin gefundenen Adultwerten und unseren frischgeschlüpften Arten. WIRZ hat erkannt, dass das intracerebrale allometrische Wachstum der einzelnen Loben einige Monate nach dem Schlüpfen abgeschlossen ist und damit die endgültigen relativen Grössenverhältnisse erreicht sind. Die Gesetzmässigkeiten des postjuvenilen (und lebenslang anhaltenden) Wachstums hat TEISSIER (1933) festgehalten. Er hat bei einigen zehnarmigen Arten gefunden, dass die Zunahme des Gehirndurchmessers gemessen an der Zunahme der dorsalen Mantellänge einer Potenz von 0.48 bei *Sepia officinalis* bis 0.70 bei *Loligo vulgaris* folgt (vgl. p. 1113).

Wir werden nun in der quantitativen Analyse die einzelnen Gehirnloben und die wichtigsten peripheren Ganglien betrachten, nicht ohne zuvor noch darauf hinzuweisen, dass es bei Adulttieren wegen des kontinuierlichen Wachstums nicht sinnvoll ist, Mittelwerte irgendwelcher absoluter Körpermasse zu errechnen. Für Schlüpfstadien ist es zulässig, zur Ermittlung der relativen Volumina aber nicht notwendig.

1. Die Buccalganglien, das Subradularganglion

Von den beiden Buccalganglien wird nur der Lobus buccalis superior der Octopoden als zum Gehirn gehörig bezeichnet, weshalb WIRZ von einer Messung des unteren Buccallappens überhaupt und des oberen bei Sepioiden und Teuthoiden abgesehen hat. Zahlreiche Nerven der Buccalregion wurzeln in den beiden Zentren, (Abb. 5 und 6). Sie gehören wie das Subradularganglion auch der intermediär motorischen Funktionsebene an.

Bei unseren drei Octopoden ist der obere Buccallobus durchwegs relativ grösser als der entsprechende Adultwert, (Abb. 7). Es wäre interessant, anhand von Adultmaterial zu erfahren, ob den im allgemeinen bedeutend stärker entwickelten Kiefern (MANGOLD und FIORONI, 1966) der decapoden Formen – insbesondere der Familie der Sepioliden — auch entsprechend grössere Zentren zukommen. Die durchwegs geringere Ausbildung der Buccal- und Subradularganglien (Tab. 5)

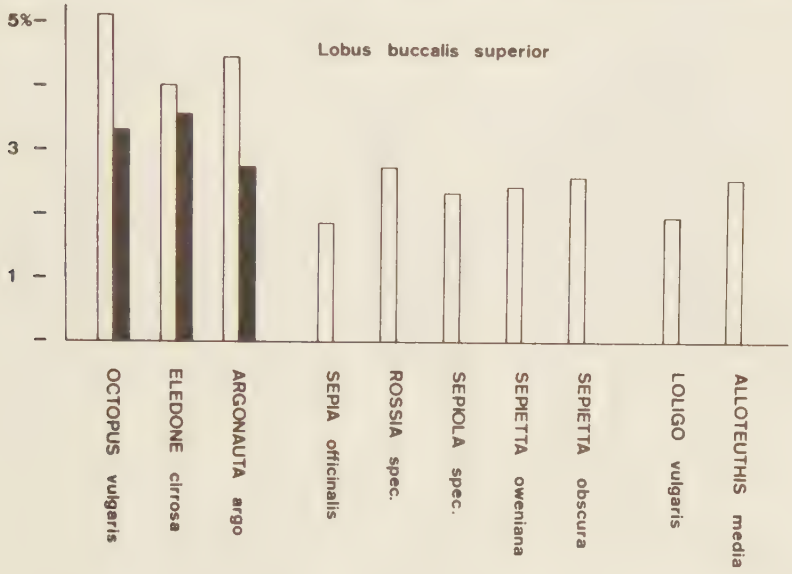

ABB. 7.
Volumenprozente des Lbs, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

bei Sepioiden und Teuthoiden lässt eigentlich das Gegenteil erwarten. Das paarige Subradularganglion ist bei allen untersuchten Arten vorhanden, bei Sepioliden aber derart klein, dass wir es nicht messen konnten. Es zeigt im übrigen die Tendenz der Buccalganglien noch ausgeprägter, indem es bei *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris* sehr viel kleiner ist als bei *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa*.

2. DER LOBUS BRACHIALIS

Der Lobus brachialis stellt zusammen mit den Armnerven, welche Medullarstruktur aufweisen, das wichtigste Motorikzentrum der Arme dar. Er ist eine Neubildung der *Coleoidea*, die im Zusammenhang der Ausdifferenzierung eines hochfunktionellen Armapparates steht. Er geht bei *Loligo vulgaris* aus einer eigenen, vor derjenigen des Pedallobus gelegenen Anlage hervor (MEISTER, i. V.). Für die benthischen Octopoden,

welche vornehmlich ein Kriechdasein führen, sind die Arme nicht nur ein ebenso wichtiger Bewegungsapparat wie der Trichter, sie spielen auch als Träger chemotaktiler Sinnesorgane in der Umweltorientierung eine bedeutende Rolle. STEINACH (1901) spricht den Armen von *Octopus* sogar die Fähigkeit optischer Wahrnehmung zu, wenn er sagt, dass sie – von den Augen isoliert – auf Lichtreize reagieren können. Jedenfalls sind die Arme im Leben benthischer Octopoden von grösserer Wichtigkeit als für pelagische Formen.

ABB. 8.
Volumenprozente des Lbr, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

Es zeigt nun bei allen unseren Arten, dass im Moment des Schlüpfens der Brachiallobus zum Teil erheblich hinter den Adultwerten zurückbleibt (Abb. 8).

Die Skala reicht von ungefähr 47% *(Loligo vulgaris)* bis 68% (*Rossia* spec.) Anteil am Adultvolumen. Das erstaunt nicht bei den als ausgesprochene Larven schlüpfenden Formen, die noch mehr oder weniger lange ein planktontisch schwimmendes Dasein fristen, von ihrem inneren Dottersack leben und die Arme weder für Beutefang noch zur Fortbewegung benötigen. Es bedarf aber bei adultähnlich schlüpfenden Species wie *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. einer näheren Abklärung, zumal diese ihre Arme schon durchaus in der Manier adulter Tiere gebrauchen. Frisch dem Ei entschlüpfte Exemplare von *Sepia officinalis* graben sich geschickt in dem mittels Trichter und Armen aufgewirbelten Sand ein und jagen von allem Anfang an meisterhaft nach *Mysis*; es handelt sich hier nicht um typische Larven, sondern um adultähnliche, voll funktionsfähige Jungtiere.

Koordinierte Armbewegung verlangt mehr als bloss reflexartige motorische Aktivität des Brachiallappens. Unter dem Gesichtspunkt, dass die Motorik des Armapparates ebensosehr von dem schon gut entwickelten Pedallobus (p. 1090) wie vom Brachiallobus geleistet wird, ist das schon adultähnliche Verhalten von *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. verständlich.

Da das Armganglion in der Phylogenie der Cephalopoden eine Neubildung ist, kann die generell geringe Ausbildung dieses Zentrums im Schlüpfmoment im Sinne der Rekapitulation dieses stammesgeschichtlich jungen (coleoidentypischen) Merkmals aufgefasst werden.

Der Vergleich der Brachialloben von *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa* zeigt letztere in einem schon viel adultnäheren Zustand. Das entspricht durchaus der Vermutung von FIORONI (1964), dass *Octopus vulgaris* als primitivere Larve schlüpft und ein wesentlich längeres planktontisches Leben führt als *Eledone cirrosa*.

Die Sonderstellung von *Rossia* spec. innerhalb der Sepioliden ist schon im Schlüpfstadium offensichtlich. Sie weist den deutlich grössten Lobus brachialis ihrer Familie auf, 8.87 % (des Hirnvolumens) gegenüber 5.78—6.65 % der anderen Vertreter. Nach Erlangen der Geschlechtsreife wird sie darin als einzige bekannte Gattung der Sepioidea die Grössenordnung der pelagischen Octopoden erreichen.

3. DER LOBUS PEDALIS

Der Lobus pedalis kann bei geschlechtsreifen Tieren in 5 Abschnitte gegliedert werden, (BOYCOTT, 1961):

Lobus anterior
Lobus posterior
Lobus lateralis
Lobus infundibuli
Lobus chromatophoricus

Die Mehrheit aller Gehirnnerven gehört ihm an, (Abb. 5 und 6). Er enthält Zentren der Kopf- und Augenbewegung, des Trichters, der Chromatophoren, der Arme sowie vieler statischer Bahnen. WIRZ hat 1959 einen für alle untersuchten Arten mehr oder weniger gleichbleibenden Volumenanteil des Pedallobus am Gesamthirn gefunden. Sie hat das mit der mannigfaltigen Funktion dieses Zentrums in Zusammenhang gebracht.

Die für eine genaue Abgrenzung der einzelnen Pedalisabschnitte noch mangelhafte gewebliche Differenzierung hat uns gezwungen, den Pedallappen als Ganzes zu messen und den als Pons basalis posterioris-pedalis zum Cerebralganglion führenden Lobus magnocellularis miteinzubeziehen.

Der Pedallobus der Octopoden wächst bis zum Schlüpfen hin im Vergleich mit den Adultproportionen negativ allometrisch, derjenige der Sepioiden und Teuthoiden dagegen positiv, (Abb. 9).

Von einer Interpretation dieser Tatsache müssen wir angesichts der vielfältigen Strukturen und Funktionen des Pedallobus einstweilen absehen, bis uns Juvenilstadien zur näheren Abklärung zugänglich sind.

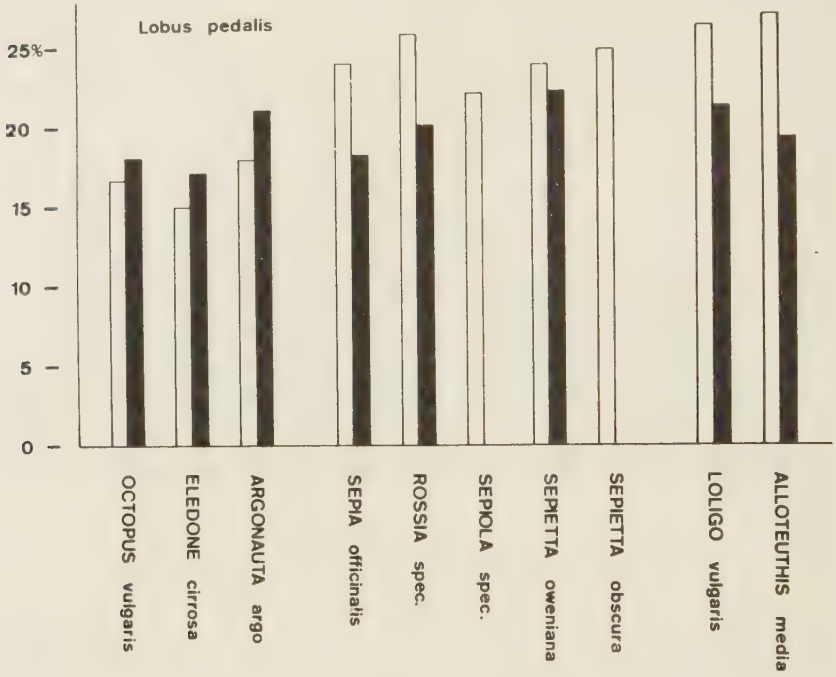

Abb. 9.
Volumenprozente des Lpd, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

4. Der Lobus pallio-visceralis

Dieser Lobus ist Träger elementarer Visceralfunktionen und kontrolliert die Aktivität des Mantels und zusammen mit dem Lobus infundibuli anterior die des Trichters. So sind die Atmung und das Schwimmen mit der rhythmischen Tätigkeit dieser beiden Organe in gleicher Weise verknüpft. Der dem Palliovisceralloбus paarig aufsitzende Lobus accessorius (Thore, 1939) enthält Zentren der Chromatophorenaktivität und steuert bei decapoden Formen die Flossenbewegung.

Der Lobus accessorius hebt sich, zumal bei Octopoden, nur wenig distinkt von jenem ab, so dass wir genötigt waren, beide zusammen auszumessen. Bei den Sepioliden äusserlich recht gut erkenntlich, ist er dennoch im Innern nicht ohne weiteres in seinem ganzen Umfang auszumachen.

Im Schlüpfstadium ist die Allometrie des Lobus pallio visceralis bei Octopoden positiv, bei Teuthoiden und Sepioiden negativ, (Abb. 10). Ein Grund

dazu kann möglicherweise in der frühen postembryonalen Lebensweise der verschiedenen Formen gefunden werden. Alle hier untersuchten Octopoden durchlaufen unmittelbar nach dem Schlüpfen eine mehr oder weniger lange planktontische Phase. Während diese bei *Octopus vulgaris* vermutlich Wochen dauert, so nimmt man an, dass *Eledone cirrosa* nur wenige Tage freischwimmend

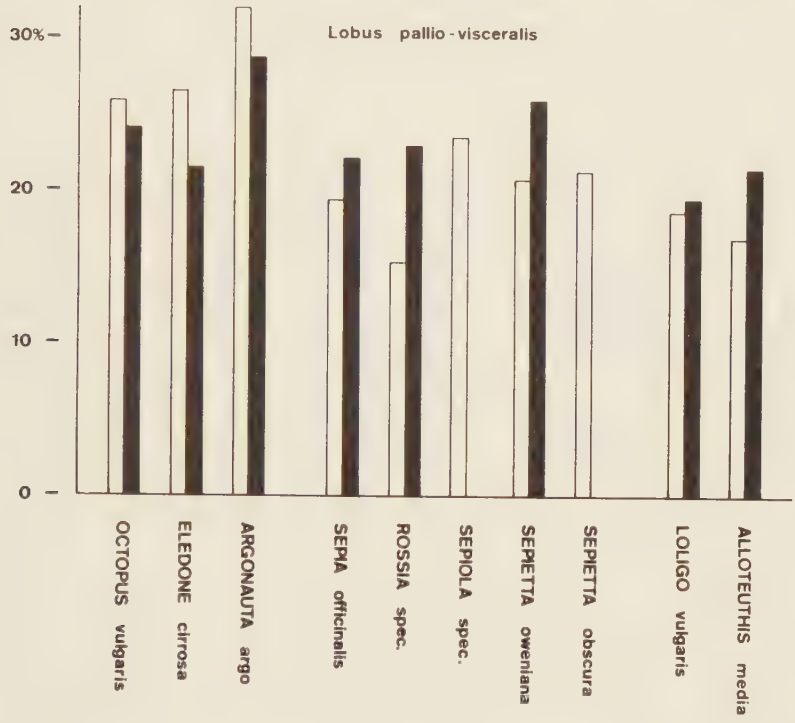

ABB. 10.
Volumenprozente des Lpv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

verbringt, bevor sie das Benthos als endgültiges Biotop aufsucht, (FIORONI, 1964). In dieser für die Verbreitung der Art wichtigen Lebensphase kommt dem Schwimmen eine entscheidende Bedeutung zu. Wahrscheinlich weisen die Octopodenlarven aus diesem Grunde einen relativ überdimensionierten Pallioviscerallobus (d. h. Bewegungsmotor) auf. Es darf daran erinnert werden, dass zugleich mit dem Erreichen der benthischen Lebensweise das Schwimmen vom Kriechen mit den Armen als hauptsächlichem Lokomotionsmodus abgelöst wird.

Nicht so die Teuthoiden. Diese leben auch adult ausschliesslich pelagisch und verfügen von allem Anfang an über das Riesenfasersystem als primäre

Schwimmotorik. Ihr Palliovisceralloobus ist im Schlüpfstadium wenig entwickelt. Dasselbe gilt für die Sepioliden, die postembryonal sofort die benthische Lebensweise aufnehmen, und für die das Schwimmen, verglichen mit Teuthoiden- und Octopodenlarven, nur von untergeordneter Bedeutung ist.

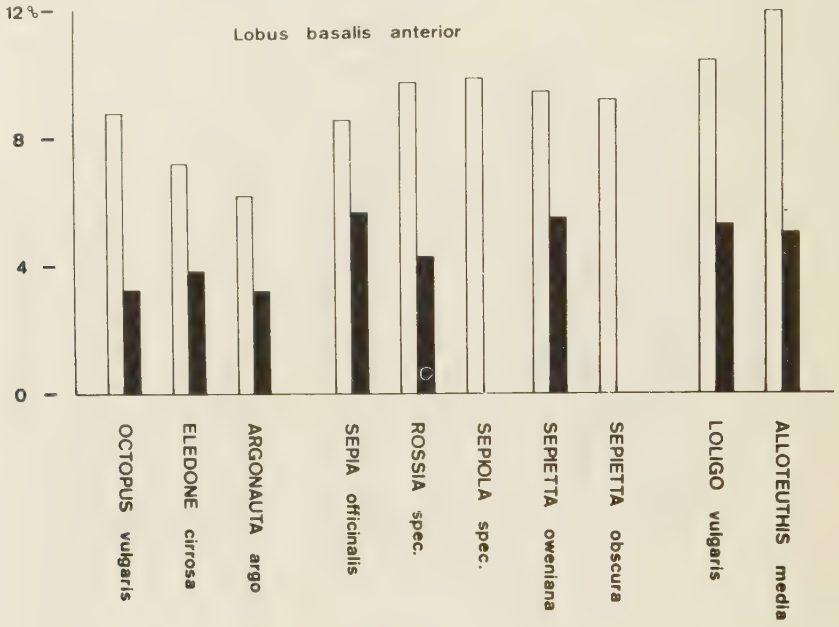

Abb. 11.
Volumenprozente des Lba, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

5. Lobus basalis anterior und posterior

Bei diesen beiden Loben handelt es sich um die höheren motorischen Zentren im Cerebralganglion. Während der vordere Lappen in seinem Bau einheitlich ist und eine massive (optische und statische) Kommissur darstellt, lässt sich der hintere in eine Reihe weiterer Abschnitte gliedern, (Young, 1965):

Lobus praecommissuralis
Lobus subverticalis (I, II, III)
Lobus basalis dorsalis
Lobus basalis medialis
Lobus basalis lateralis
Lobus interbasalis
Lobus subpeduncularis

Wir haben infolge der noch ungenügenden geweblichen Differenzierung die weitere Aufteilung unterlassen müssen. Die beiden Basalloben stehen mit allen sie umgebenden Loben in Verbindung und sind insbesondere für viele optische Fasern entweder Durchgangsstation oder Bestimmungsort. Bei benthischen Octopoden, deren Orientierung nicht ausschliesslich visueller Natur ist, sind die Basalloben weniger gut entwickelt als diejenigen der Sepioiden und Teuthoiden, aber auch als die der pelagischen Formen der eigenen Ordnung, (*Argonauta argo*, *Ocythoë tuberculata* und *Tremoctopus violaceus*, (WIRZ, 1959)). Bei adulten Tieren verhalten sich die Basalloben in der Regel ungefähr proportional zur Grösse der Augenganglien, mit Ausnahme einiger optischer Spezialisten wie *Alloteuthis subulata* (Myopsida) oder *Abraliopsis morrisi (Oegopsida)*, wo ihre Entwicklung mit der enormen Vergrösserung der optischen Ganglien nicht mehr Schritt hält.

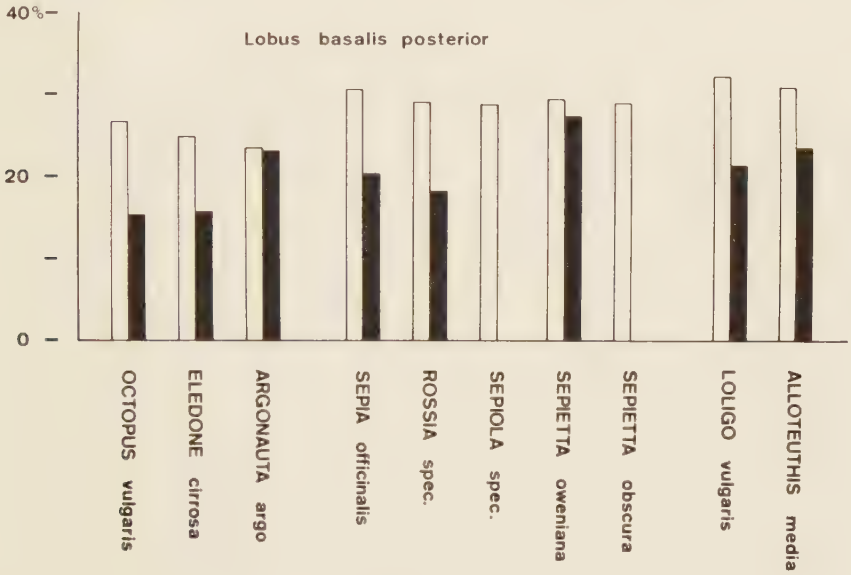

ABB. 12.
Volumenprozente des Lbp, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

Der Lobus basalis anterior ist im Schlüpfmoment bei allen 10 Arten in ähnlichem Ausmass überdimensioniert, (Abb. 11).

Von 151% (Anteil am Adultvolumen) bei *Sepia officinalis* reicht die Skala über 238% bei *Alloteuthis media* bis 270% bei *Octopus vulgaris*.

In der Tendenz gleich, im Ausmass etwas geringer, verhält sich die Allometrie des hinteren Basallobus. Da ist der kleinste Wert bei *Argonauta argo* (102%) und der grösste abermals bei *Octopus vulgaris* (176%) zu finden, (Abb. 12).

Es sei betont, dass *Octopus vulgaris* sich nicht nur bezüglich der höheren motorischen Zentren, von denen das eine im wesentlichen aus einer mächtigen

optischen Kommissur besteht, auszeichnet; er weist als Adulttier von allen unseren Arten auch die kleinsten optischen Ganglien auf. Wir tun aber gewiss gut daran, von einer Interpretation dieses Sachverhaltes abzusehen, weil die funktionale Bedeutung insbesondere des Lobus basalis posterior noch wenig bekannt ist. Immerhin müssen wir an die schon erwähnte Tatsache (p. 1083) erinnern, dass viele motorische Aktivitäten, die bei *Sepia officinalis* relativ autonom im Unterschlundteil des Gehirns lokalisiert sind, bei *Octopus vulgaris* in den Basalloben des Cerebralganglions gefunden werden.

6. Die optischen Ganglien

Die beiden dem Gehirn paarig seitlich anliegenden Augenganglien bilden das grösste primäre Sinneszentrum aller untersuchten Cephalopoden. Sie sind — beide zusammengerechnet — bei nahezu allen Arten der Wirz'schen Studie grösser als das Gehirn. Bei den pelagischen Octopoden sowie beiden decapoden Ordnungen übertrifft sogar schon eines allein das ganze Gehirn an Volumen.

Durch die von Boycott und Young ausgeführten Ablationsversuche und histologischen Untersuchungen wurde die zwiefache Funktionsweise dieses Zentrums erhellt. In der durch zwei Zellagen corticalisierten peripheren Zone (Retina profunda) des annähernd kugelförmigen Lobus ist das eigentliche Sinneszentrum lokalisiert, in den innerhalb davon gelegenen Bereichen das assoziative. Letzteres ist, wie erwähnt, fähig, sekundär Gedächtnisfunktionen zu übernehmen, wenn auch die auf diesem Weg erlernten Verhaltensweisen schneller wieder vergessen werden und öfter trainiert werden müssen.

Das Volumen einer Kugel nimmt bei Vergrösserung des Radius in der dritten Potenz desselben zu, die Oberfläche aber nur in der zweiten. Das hat für das optische Ganglion zur Folge, dass der innere, assoziative Anteil gegenüber dem peripheren (sensiblen) bei absolut grossen optischen Ganglien unverhältnismässig viel grösser ist als bei kleinen. Wirz hat versucht, das Volumen der optischen Ganglien mit der Grösse des Tieres einerseits und mit der Lebensweise der Art andrerseits in Verbindung zu bringen. Wenn sich hierbei auch bei einigen Gruppen gewisse Regelmässigkeiten haben ablesen lassen, so fehlen doch deutliche generelle Beziehungen, die für alle drei Ordnungen Gültigkeit hätten.

Es ist auffallend, dass die beiden adultähnlich schlüpfenden Species der Sepioiden, *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., als einzige aller untersuchten Formen über ein, gemessen an den Adultproportionen, leicht überdimensioniertes Ganglion opticum verfügen. Sie sind ebenso die einzigen, welche nach dem Schlüpfen deutlich ohne Verzug die benthische Lebensweise aufnehmen und mit Erfolg Beute jagen. Die präzise Jagd auf ruckartig sich fortbewegende Krebslarven erfordert zweifellos ein schon sehr leistungsfähiges optisches System. Die als Larven schlüpfenden Arten weisen diesbezüglich durchwegs negative Allometrie auf, (Abb. 13). Während unter ihnen die benthischen Octopoden, welche auch adult nur über einen relativ kleinen optischen Lobus verfügen, schon beinahe

Adultproportionen erreicht haben, sind andere mit grossen Adultganglien noch weit davon entfernt. So erreichen *Octopus vulgaris* 94% des endgültigen Wertes und *Eledone cirrosa* 88%; 57% *(Argonauta argo)*, 44% *(Alloteuthis media)* und 70% *(Loligo vulgaris)* sind die entsprechenden tiefen Werte für Arten mit adult grossen optischen Ganglien und zeitlebens pelagischer Lebensweise.

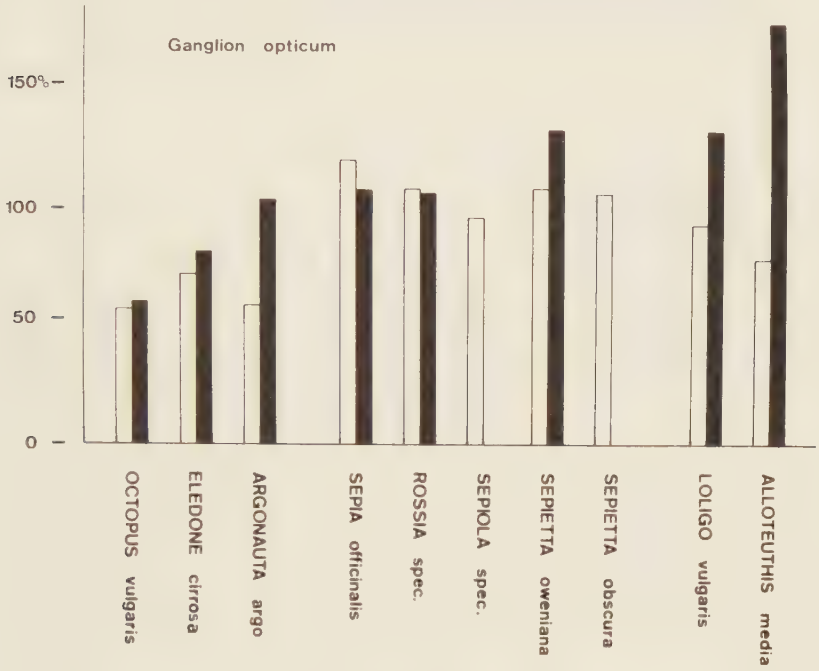

ABB. 13.
Volumenprozente der Gop, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

7. DER LOBUS FRONTALIS INFERIOR

Wenn auch der Tastsinn nicht annähernd so gut entwickelt ist wie der optische, so stellt er doch eine nicht unwesentliche Bereicherung der Umweltbeziehungen von Cephalopoden dar. WELLS und WELLS (1956-1959) haben Möglichkeiten und Grenzen des taktilen Unterscheidungs- und Speicherungsvermögens von *Octopus vulgaris* aufgedeckt. Der Lobus frontalis inferior ist das diesbezügliche primäre sensible Zentrum. Bei adulten Sepioiden und Teuthoiden ist er klein, von 0.79% bei *Sepia elegans* bis 1.44% bei *Ctenopteryx siculus (Oegopsida)*. Bodennah lebende Octopoden weisen demgegenüber beachtliche Werte auf, wobei zwischen der Tiefe des Biotops und der Ausbildung des Tastsinnes eine strenge Beziehung gilt: Je tiefer die Art lebt, desto besser ist diese Fähigkeit ausgebildet. Der küstennah lebende Polyp *Octopus vulgaris* mit 2.96% und die Tiefenform *Bathypolypus sponsalis* mit 5.40% sind dabei die extremen Vertreter.

Im Moment des Ausschlüpfens haben wir lediglich bei unseren zwei benthischen Octopoden einen wenig unterdimensionierten Lobus frontalis inferior gemessen. Alle anderen — durchwegs keine Tastspezialisten — haben zumindest die Adultproportionen erreicht, (*Loligo vulgaris* 100%), oft aber beträchtlich überschritten, (*Argonauta argo* 281%):

Das hat zugleich ökologische wie phylogenetische Gründe. Der gut entwikkelte Tastsinn der benthischen Octopoden ist streng mit der bodennahen, "brachia-

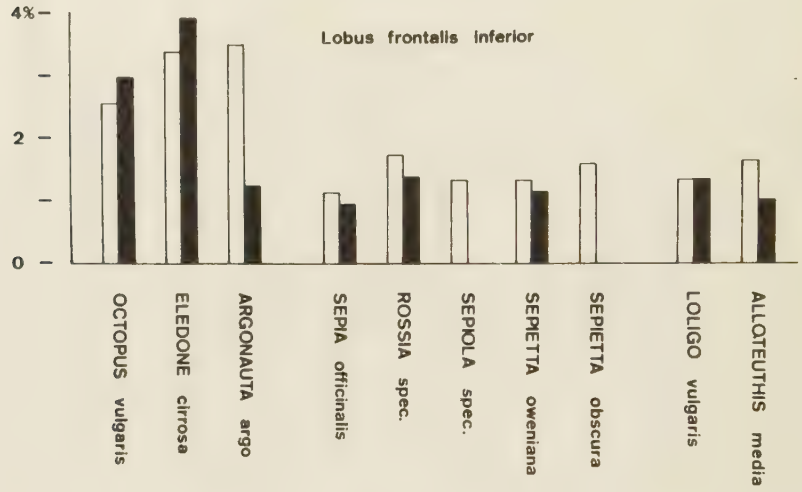

Abb. 14.

Volumenprozente des Lfi, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

len" Lebensweise dieser Gruppe korreliert. Er ist in dieser extremen Form eine phylogenetisch sekundäre Bildung (Wells, 1962), jünger jedenfalls als die visuelle Komponente des Verticalissystems, (s. p. 1098). *Argonauta argo* erreicht als pelagischer Octopode adult die Grössenordnung ihrer benthischen Verwandten bei weitem nicht; frischgeschlüpft jedoch weist sie zusammen mit *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa* Werte um 2.5-3.5% des Gesamthirns auf, was zu der eingangs erwähnten stark positiven Allometrie führt. Sie rekapituliert damit embryonal eine primäre Octopodensituation, ohne aber postembryonal die sekundäre massive Entwicklung des Lobus frontalis inferior zu übernehmen.

Die Anforderungen an den Tastsinn sind für die zwei ökologischen Gruppen in der frühen postembryonalen Phase verschieden. Während die Sepioidea schon bald in vielfältigem Kontakt mit dem Untergrund leben, so sind die plank-

tontischen Larven der benthischen Octopoden noch sehr weit von ihrem späteren „brachialen" Dasein entfernt. Dieser Situation entspricht durchaus die negative Allometrie der letzteren und die positive der Sepioiden hinsichtlich des primären taktilen Sinneszentrums. Noch einmal sei die Sonderstellung von *Rossia* spec. innerhalb der Sepioliden betont; *Rossia* erreicht nicht nur adult den mit Abstand grössten unteren Frontallobus ihrer Familie, auch frischgeschlüpft weist sie die stärkste positive Allometrie auf.

8. Der Lobus subfrontalis

Dieser sehr kleine Lobus, eine Neubildung der Octopoden, ist unter dem Frontalis superior gelegen, (Abb. 2 und 5). Er ist Sitz des taktilen Gedächtnisses. Der Vertikallappen ist diesem Speicher im Sinne eines Verstärkers übergeordnet. Beide bestehen aus den schon erwähnten basophilen Globulizellen. Läsion des Vertikallobus schaltet das Gedächtnisvermögen des Tastsinnes nicht vollständig aus. Durch wiederholte Versuche kann ein gewisses diesbezügliches Unterscheidungsvermögen wieder etabliert werden, (Wells, 1962). Das Volumen des Lobus subfrontalis verläuft bei geschlechtsreifen Tieren ungefähr proportional zu dem des dazugehörigen primären Sinneszentrums, dem Lobus frontalis inferior, (Wirz, 1959).

Im Schlüpfmoment ist er bei unseren drei Arten stark unterdimensioniert,(Abb. 15).

Von den zwei benthischen Species steht *Eledone cirrosa* mit 35% (Anteil am relativen Adultvolumen) vor *Octopus vulgaris* mit 24%, entsprechend ihrem generell adultnäheren Schlüpfzustand. *Argonauta argo* kommt mit 50% den endgültigen Proportionen am nächsten. Das darf aber nicht über die Tatsache hinwegtäuschen, dass dieses Zentrum bei pelagisch lebenden Formen geradezu verschwindend klein ist im Vergleich zu den Bodenformen.

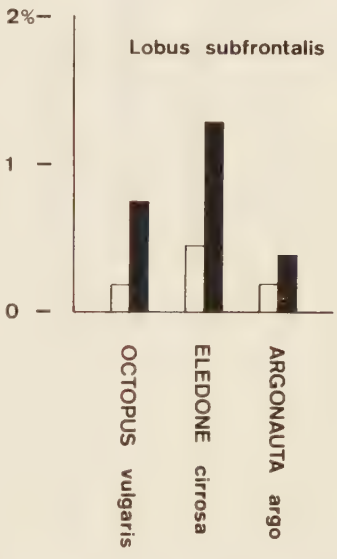

Abb. 15.

Volumenprozente des Lsf, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Wir werden unten sehen, dass der andere grosse Speicher, der Vertikallappen, die gleiche Tendenz aufweist; diese stammesgeschichtlich jungen Strukturen werden erst spät in der Ontogenese entwickelt. Sie sind für das Leben der freischwimmenden Larve noch wenig bedeutsam.

9. Das Verticalissystem

(Lobus frontalis superior,
Lobus verticalis,
Lobus subverticalis I)

Dieses System koordiniert, wie wir oben schon festgestellt haben, verschiedene sensible Funktionen, wirkt als Gedächtnisspeicher und garantiert die rasche und zielgerichtete Anpassung an wechselnde Umweltsituationen.

Abb. 16.
Volumenprozente des Lfs, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Die afferenten Bahnen zum Verticalissystem sind ausschliesslich optischer und taktiler Herkunft, (Boycott und Young, 1955). Diejenigen des Lobus verticalis stehen nie in direkter Verbindung mit den primären sensiblen Zentren; alle nehmen den Weg über den Subverticalis I oder den Frontalis superior. Die Mehrheit der efferenten Bahnen des Verticalissystems gelangt zum Ganglion opticum. Die mannigfachen Faserverbindungen zwischen dem Ganglion opticum und dem Lobus frontalis superior haben volumetrisch insofern eine Entsprechung, als die Grösse dieses Lappens in der Regel proportional ist zu der Ausbildung der optischen Ganglien, (Wirz, 1959).

Solche klaren Beziehungen treten im Schlüpfstadium nicht offen zutage, (Abb. 16). Bei den drei Octopoden verhält sich der obere Frontallobus zu der Allometrie des entsprechenden optischen Ganglions gerade entgegengesetzt. Ist diese bei den Bodenformen leicht negativ, 94% (Anteil am relativen Adultvolumen) bei *Octopus vulgaris* bzw. 88% bei *Eledone cirrosa*, so fällt sie hier positiv aus, *Octopus* 117%, *Eledone* 102%. Dem stark unterdimensionierten Ganglion opticum

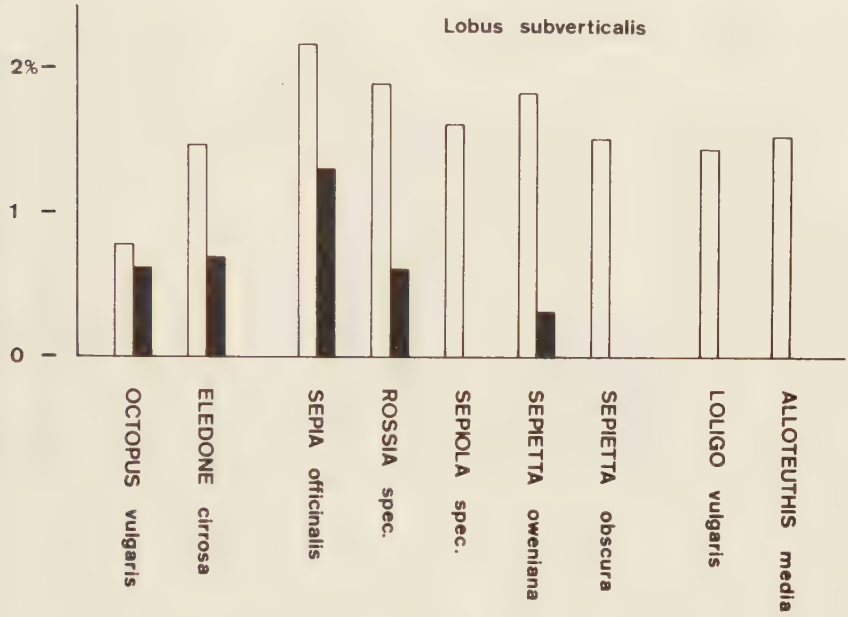

ABB. 17.
Volumenprozente des Lsv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwerte, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwerte

von *Argonauta argo* (57%) steht ein Lobus frontalis superior von 143% gegenüber. Die adultnah schlüpfenden *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., welche als einzige untersuchte Arten überdimensionierte Augenganglien besitzen, sind mit Werten von 126% und 142% in ähnlichem Ausmass positiv allometrisch wie die Larve von *Argonauta argo*. Die Wachstumsverhältnisse der Teuthoidenlarven lassen sich eher mit denen der benthischen Octopoden vergleichen. *Alloteuthis media*, die Species mit dem weitaus grössten optischen Ganglion, ist als einzige hinsichtlich ihres oberen Frontallobus negativ allometrisch (92%), *Loligo vulgaris* wenig positiv (114%).

Der Lobus subverticalis I wurde separat gemessen und in den Tabellen angeführt, (Abb. 17), ist aber auch bei den Werten des Lobus basalis posterior

mit inbegriffen, wodurch wir uns Vergleichsmöglichkeiten mit den Adultwerten von WIRZ offengelassen haben.

So gut der Lappen sich dorsal gegen den viel stärker basophilen Vertikallobus abhebt, so schwierig ist es zuweilen, ihn basalwärts genau abzugrenzen. Seine Messung hat gegenüber dem endgültigen Zustand durchwegs stark positiv allometrische Werte ergeben. Das steht durchaus in Einklang mit den Schlüpfwerten des Lobus basalis posterior, dessen obersten Abschnitt er ja bildet.

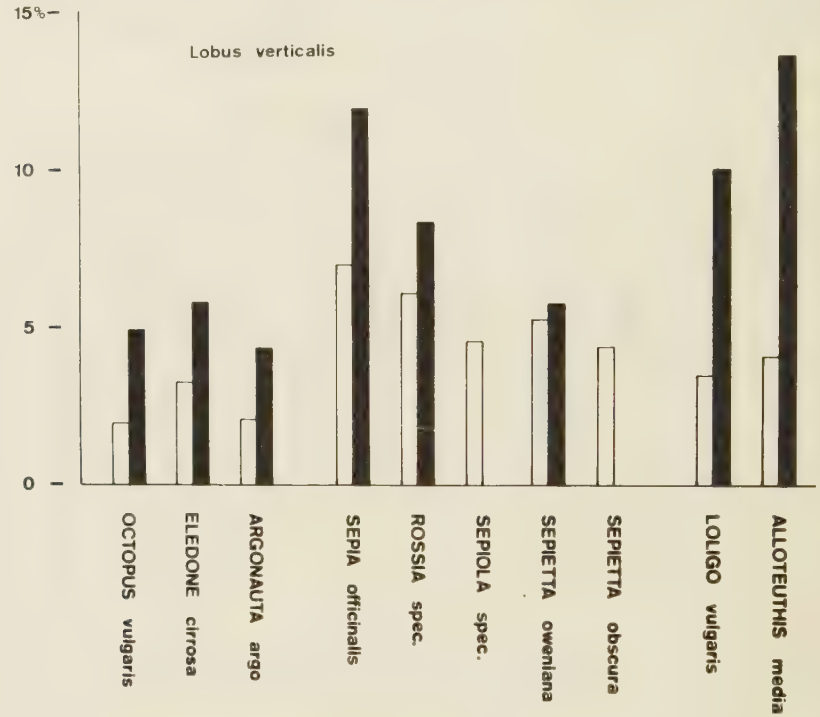

ABB. 18.
Volumenprozente des Lv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

Der eng mit beiden Gedächtnismöglichkeiten korrelierte Lobus verticalis zeigt dagegen die konträre Tendenz stark negativer Allometrie. Die Werte reichen von *Sepietta oweniana* mit 91% (Anteil am endgültigen relativen Volumen) bis hinunter zu *Alloteuthis media* mit 30%, (Abb. 18).

Wir dürfen allgemein sagen, dass das höchste Assoziationszentrum — d. h. das Verticalissystem — die stammesgeschichtlich jüngste Formation im Gehirn rezenter Cephalopoden darstellt. Aufgrund der im Schlüpfmoment festgestellten Werte betrachten wir innerhalb dieses Systems den eigentlichen Lobus verticalis

als zuletzt abgeleitet. Haben wir oben die generelle Uniformität der Gehirne aller drei Ordnungen betont, so müssen wir nun doch noch präzisierend einige zwischen den Octopoden einerseits und den Sepioiden und Teuthoiden andererseits divergierende Merkmale der assoziativen Region hervorheben, welche geeignet erscheinen, die sekundäre Natur des Lobus verticalis-Systems zu unterstreichen: Der Vertikallappen octopoder Formen ist in fünf parallele Längswülste gegliedert, derjenige von Decapoden ist einheitlich. Diese haben keinen medianen Lobus frontalis superior, sind aber dennoch mit allen diesbezüglichen Faserverbindungen der Octopoden versehen. Ein Homologon zum Subfrontallobus schliesslich gibt es bei den decapoden Ordnungen überhaupt nicht.

Im Lobus verticalis der modernen Cephalopoden sind wichtige evolutive Prozesse im Gange. Die noch sehr geringe Entwicklung im Moment des Ausschlüpfens entspricht deutlich dessen sekundärer Herkunft. Das von Gruppe zu Gruppe stark differierende Ausmass der negativen Allometrie muss indessen anders erklärt werden. Wie bei allen Gehirnlappen sind auch hier der generelle Schlüpfzustand als auch das endgültige relative Adultvolumen (unter anderen) als determinierende Faktoren für die Gangliengrösse im Schlüpfmoment relevant. Über den Grad dieser Abhängigkeit können wir allerdings nur Vermutungen anstellen. So scheint es uns verständlich. dass bei Arten mit adultnahem Schlüpfzustand *(Sepioidea)* die negative Allometrie auch entsprechend geringer — d. h. adultnäher — ist als bei typischen Larven. Bei diesen wiederum ist der Lobus verticalis dort weniger unterdimensioniert, wo es postembryonal nur ein relativ kleines Volumen zu erreichen gilt, also bei Octopoden. Wir finden folglich bei teuthoiden Formen die ausgeprägteste Allometrie des Vertikallappens.

10. Ganglion stellare und Ganglion gastricum

Die an der dorsalen Innenfläche des Mantels beidseitig der Medianen gelegenen Stellarganglien sind die letzte Relaisstation der Pallialnerven. Bei vielen Sepioiden und Teuthoiden sind darin die Riesenneurone 3. Ordnung des Riesenfasersystems lokalisiert.

Die Volumenanteile der Ganglien frischgeschlüpfter Octopoden und Sepioiden liegen zwischen 2 und 3% des Gesamthirns, lediglich *Rossia* spec. fällt mit 1.85% wiederum aus der Reihe. Die beiden teuthoiden Formen sind mit ca. 1.50% deutlich unter den Mittelwerten der benthischen Vertreter. Ob das mit ihrem zwar auf wenige Neurone beschränkten, aber doch hoch funktionellen Riesenzellsystem zusammenhängt, müssen wir dahingestellt bleiben lassen, zumal die Adultgrösse dieses peripheren Ganglions nicht bekannt ist.

Das Ganglion gastricum stellt im wesentlichen eine Kommissur der Nn. stomatogastrici dar. Es erreicht bei *Argonauta*larven den grössten Wert mit 1.45%, den kleinsten beim Kalmar mit 0.46%. Der Grössenvergleich mit Adulttieren ist uns auch hier nicht möglich.

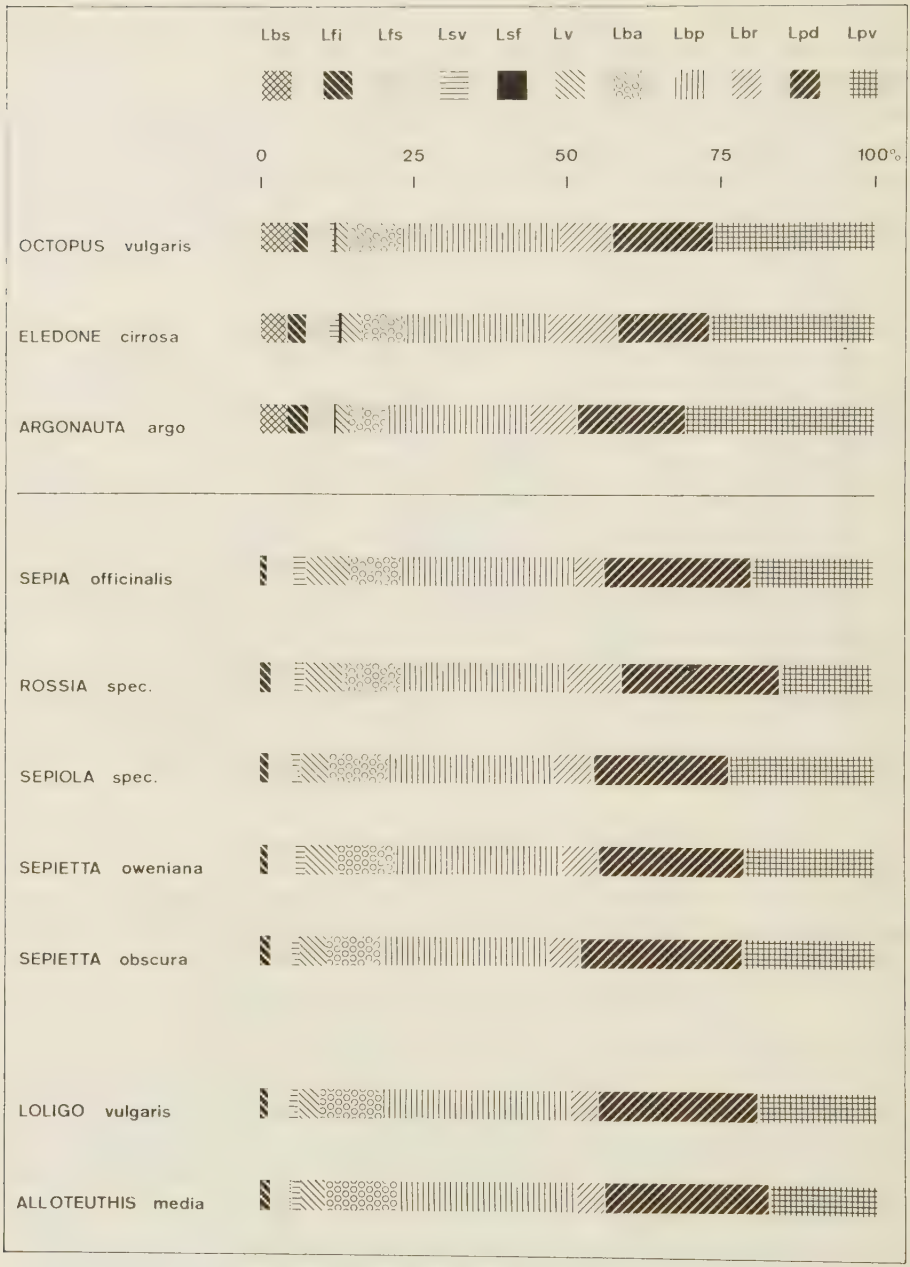

Abb. 19.

Säulendiagramm der Volumenprozente von Gehirnganglien frischgeschlüpfter Cephalopoden.

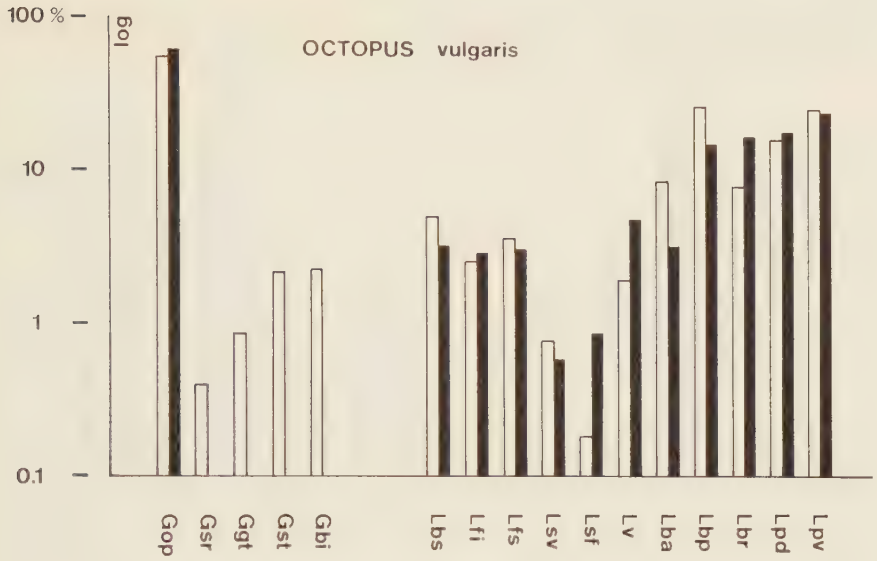

Abb. 20.

Octopus vulgaris. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

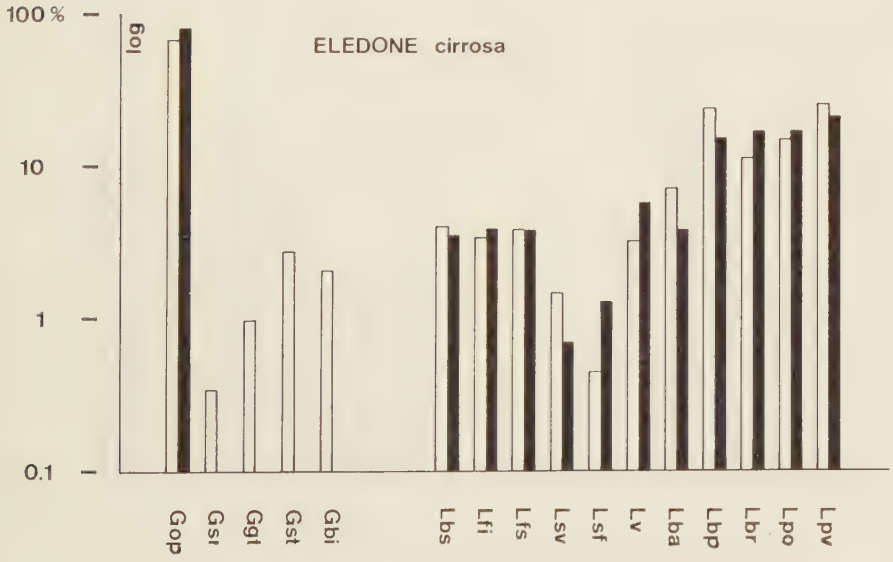

Abb. 21.

Eledone cirrosa. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

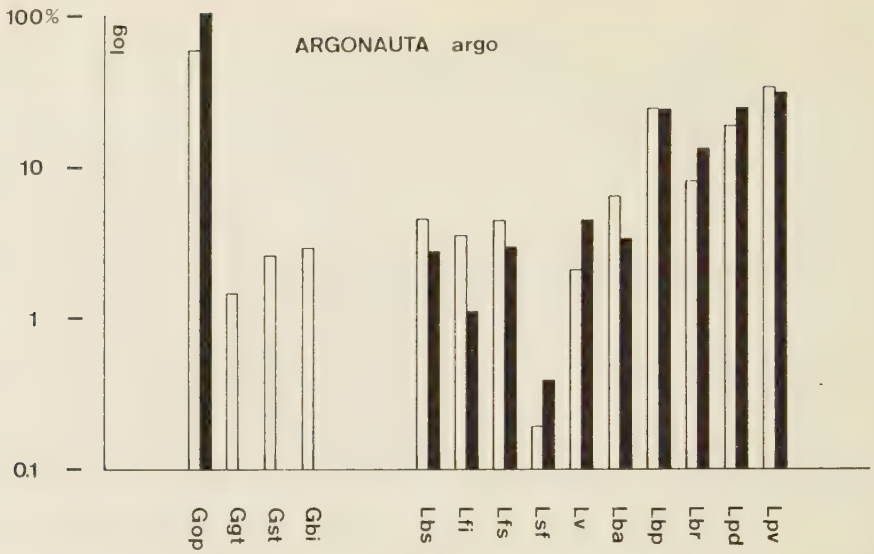

ABB. 22.

Argonauta argo. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

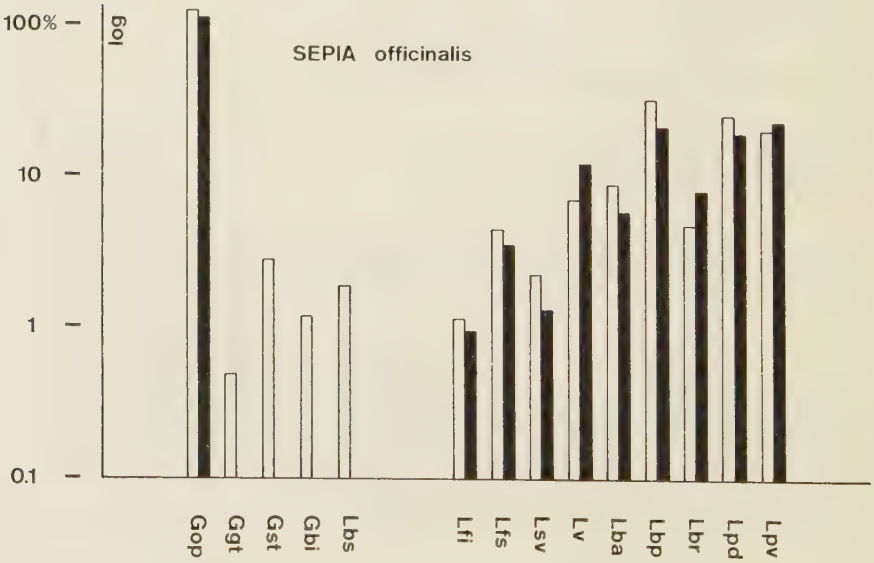

ABB. 23.

Sepia officinalis. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

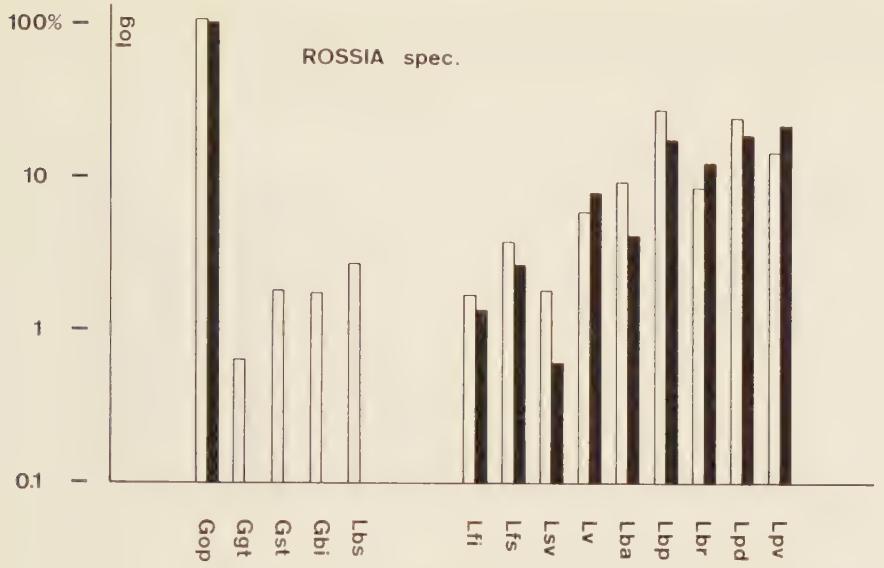

ABB. 24.

Rossia spec. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

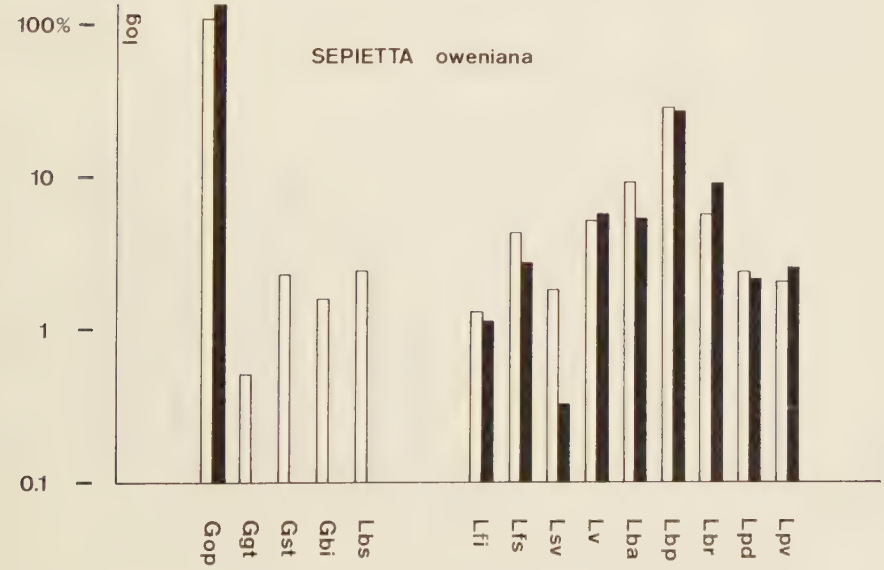

ABB. 25.

Sepietta oweniana. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

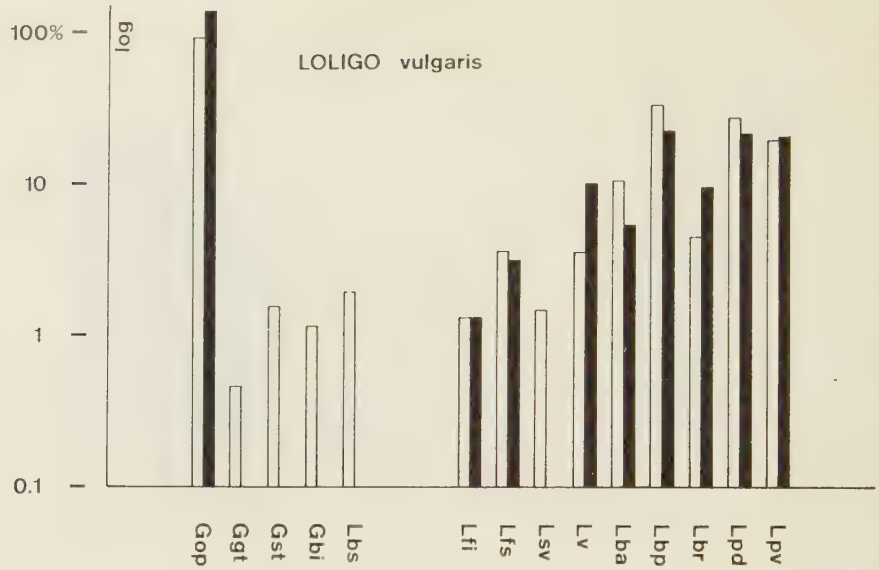

ABB. 26.

Loligo vulgaris. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

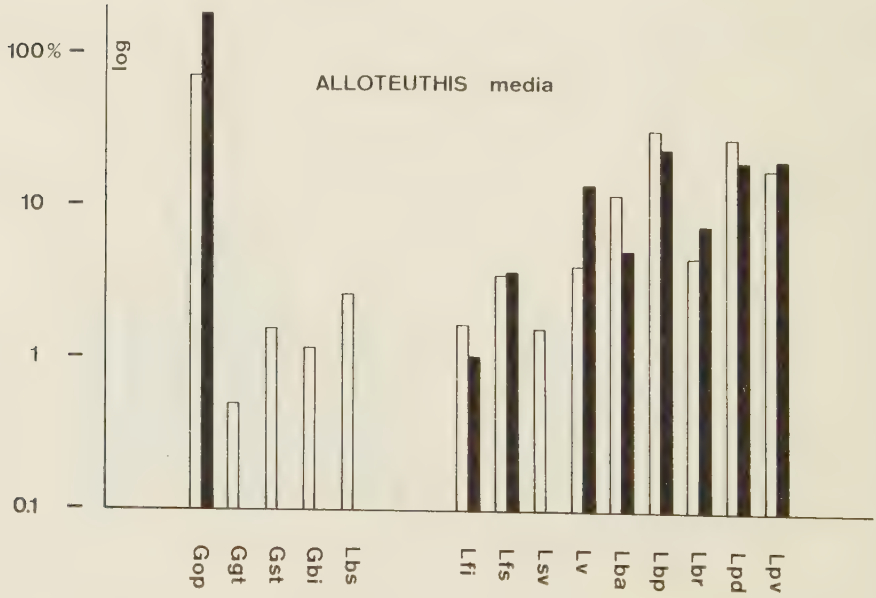

ABB. 27.

Alloteuthis media. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

TABELLE 5

Volumenprozente der Ganglien von frischgeschlüpften und adulten Cephalopoden, gemessen am gesamten Volumen des Gehirns.

	OCTOPUS vulgaris	*ELEDONE cirrosa*	*ARGONAUTA argo*	*SEPIA officinalis*	*ROSSIA spec.*	*SEPIOLA spec.*	*SEPIETTA oweniana*	*SEPIETTA obscura*	*LOLIGO vulgaris*	*ALLOTEUTHIS media*
L. buccalis superior	5.12*	4.03	4.48	1.87	2.75	2.35	2.45	2.60	1.97	2.57
	*3.31***	*3.56*	*2.75*							
L. frontalis inferior	2.55	3.36	3.46	1.11	1.73	1.31	1.32	1.57	1.33	1.62
	2.96	*3.90*	*1.23*	*0.93*	*1.37*		*1.14*		*1.32*	*1.00*
L. frontalis superior	3.65	3.90	4.23	4.37	3.84	3.83	4.31	3.54	3.51	3.40
	3.12	*3.81*	*2.95*	*3.38*	*2.70*		*2.74*		*3.08*	*3.69*
L. subverticalis	0.78	1.47		2.16	1.89	1.61	1.83	1.52	1.45	1.54
	0.62	*0.69*		*1.30*	*0.61*		*0.32*		+	*0.87*
L. subfrontalis	0.18	0.45	0.19							
	0.75	*1.29*	*0.38*							
L. verticalis	1.95	3.26	2.08	6.94	6.01	4.52	5.20	4.35	3.43	4.02
	4.91	*5.78*	*4.32*	*11.86*	*8.28*		*5.70*		*9.85*	*13.37*
L. basalis anterior	8.78	7.19	6.14	8.49	9.64	9.73	9.31	9.05	10.25	11.76
	3.25	*3.81*	*3.20*	*5.61*	*4.24*		*5.42*		*5.20*	*4.94*
L. basalis posterior	26.70	24.80	23.44	30.60	28.91	28.75	29.23	28.96	32.31	30.95
	15.15	*15.65*	*23.01*	*20.36*	*18.14*		*27.25*		*21.40*	*23.59*
L. brachialis	8.31	11.39	7.50	4.65	8.87	6.34	5.78	6.65	4.41	4.55
	17.51	*16.81*	*12.49*	*7.81*	*12.87*		*9.42*		*9.41*	*7.40*
L. pedalis	16.65	14.97	17.86	23.90	25.71	22.01	23.88	24.66	26.12	26.79
	18.02	*17.05*	*20.99*	*18.14*	*19.99*		*22.08*		*21.05*	*19.06*
L. pallio-visceralis	25.86	26.51	31.97	19.39	15.28	23.51	20.74	21.23	18.63	16.91
	24.08	*21.49*	*28.68*	*22.11*	*22.94*		*25.93*		*19.43*	*19.32*
G. buccale inferius	2.31	2.07	2.94	1.17	1.79	1.67	1.58	1.50	1.16	1.16
G. stellare	2.18	2.77	2.57	2.73	1.85	2.86	2.28	2.25	1.55	1.52
G. gastricum	0.88	0.98	1.45	0.48	0.64	0,97	0.51	0.51	0.46	0.49
G. subradulare	0.40	0.35		0.023					0.0056	
G. opticum	57.40	72.40	59.17	120.80	108.30	96.50	109.00	106.80	93.49	79.01
	61	*82*	*104*	*108*	*104*		*136*		*134*	*180*

* frischgeschlüpfte Tiere
** adulte Tiere (WIRZ, 1959)
\+ der L. suvberticalis ist im Wert des verticalis eingeschlossen

VI. DIE CEREBRALISATIONSHÖHE IM SCHLÜPFMOMENT

Im Vergleich des Verhaltens von *Octopus vulgaris* und *Loligo vulgaris* erscheint der Polyp sehr bald als das Tier mit der viel differenzierteren Umweltbeziehung. Es liegt zwar nahe, dass der an die offene See gewöhnte Kalmar im Aquarium nicht anpassungsfähig ist, dennoch steht es ausser Zweifel, dass *Octopus vulgaris* insgesamt über die besseren Adaptationsmöglichkeiten verfügt als *Loligo vulgaris*.

Es erstaunt nun, dass das höchste Integrationszentrum — der Lobus verticalis — beim Kalmar das doppelte relative Volumen des Octopoden einnimmt. Der Verhaltensvergleich zeigt somit, dass das relative Volumen des Vertikallappens kaum der entscheidende Parameter für die Assoziationsfähigkeit (=Cerebralisationshöhe) adulter Cephalopoden sein kann. Wirz hat 1959 erkannt, dass diese nur im Zusammenhang mit den primären Sinneszentren richtig statuiert werden kann, und hat in der Folge den scheinbaren Widerspruch beseitigt. Durch die Bildung zweier Quotienten gelangte sie zu einem Mass einerseits für das optische Assoziationsvermögen, (Index I), andrerseits für das gesamte optische und taktile, (Index II):

$$\text{Index I} = \frac{\text{Volumen des Verticalissystems} \times 100}{\text{Volumen der optischen Ganglien}}$$

$$\text{Index II} = \frac{(\text{Volumen des Verticalissystems} + \text{L. subfront.}) \times 100}{\text{Volumen der optischen Ganglien} + \text{L. frontalis inf.}}$$

Die Errechnung dieser Indices ergibt die auf Tab. 3 zusammengefassten Werte, welche wir mit den Adultzahlen vergleichen wollen:

Die Adultwerte des Index II übertreffen den Index I zum Teil stark. Das wird durch das Volumen des Lobus subfrontalis verursacht, welches besonders bei benthischen Octopoden ins Gewicht fällt. Bei *Sepioidea* und *Teuthoidea* drückt sich das Fehlen dieses Zentrums im Index II negativ aus, andrerseits impliziert ein hoher Index II dem entsprechenden Vertreter ein vorzügliches taktiles Orientierungsvermögen. Diese Komponente der Cerebralisation wird im Schlüpfstadium noch nicht manifest, weil, wie wir oben festgestellt haben, der Lobus subfrontalis überall stark unterdimensioniert ist.

Von den benthischen Octopoden hat die frischgeschlüpfte *Eledone cirrosa* schon beinahe die endgültigen Werte erreicht. Vom Index II ist sie noch etwas weiter entfernt, was ihrer planktontischen, noch wenig taktil orientierten Lebensweise gut entspricht. *Octopus vulgaris* weist in beiden Indices noch ein grosses Defizit auf, er ist zweifellos die primitivere Larve. Bei *Argonauta* tritt ein zu

TABELLE 3

Index I und II von Schlüpfstadien und Adulttieren.

	Schlüpfstadien		Adulttiere	
	Index I	Index II	Index I	Index II
Octopus vulgaris	5.6	5.6	7.1	7.5
Eledone cirrosa	6.0	6.1	6.3	6.9
Argonauta argo	5.3	5.3*	3.5	3.7
Sepia officinalis	5.6	5.6	7.7	7.6
Rossia spec.	5.4	5.4	5.6	5.5
Sepiola spec.	5.2	5.1	3.3 (affinis)	3.2
Sepietta obscura	4.4	4.4		
Sepietta oweniana	5.2	5.2	3.2	3.2
Loligo vulgaris	4.5	4.5	4.8	4.8
Alloteuthis media	5.7	5.6	5.0	5.0

* Ohne Subverticalis

hoher Schlüpfindex auf. Von einer höheren Assoziationsfähigkeit als beim Adulttier kann natürlich nicht die Rede sein, vielmehr wird diese Erscheinung dadurch verursacht, dass die Larve von *Argonauta argo* trotz ihrer noch sehr beschränkten sensorischen Möglichkeiten schon viele Assoziationszellen besitzt, verhältnismässig mehr sogar als im adulten Gehirn. Es gilt folglich allgemein für beide Indices, dass sich dann zu hohe Werte ergeben, sobald die Allometrie des Ganglion opticum beim frischgeschlüpften Tier stärker negativ ist als die des Verticalissystems. So ist es verständlich, dass auch zwei Sepioliden und *Alloteuthis media* im Schlüpfstadium höher cerebralisiert scheinen als ihre Adultformen. Dennoch verfügen die benthischen Octopoden zusammen mit *Sepia officinalis* schon als Larven über ein besseres Assoziationsvermögen als die übrigen, zum Teil viel adultnäher ausgeschlüpften Arten.

VII. EINIGE PROBLEME UND ERGEBNISSE ABSOLUTER GRÖSSENVERGLEICHE

Wir haben uns bisher ausschliesslich mit der Analyse relativer Grössenverhältnisse beschäftigt. Es seien nun noch kurz einige Fragen berührt, die im Zusammenhang mit absoluten Volumina auftreten.

Am Anfang unserer Arbeit haben wir die Mantellängen von frischgeschlüpften Tieren zusammengetragen. Die nochmalige Messung der gleichen Exemplare im fixierten Zustand hat uns auf folgende Schrumpfungsfaktoren geführt:

	dml (lebend)	dml (fixiert)	Schrumpfungsfaktor
Octopus vulgaris	1.47 mm	1.42 (Susa)	0.97
		1.38 (Bouin)	0.93
Eledone cirrosa	4.71	3.39 (Susa)	0.72
		3.67 (Bouin)	0.78
Sepia officinalis	7.77	6.45 (Susa)	0.83
		6.68 (Bouin)	0.86
Loligo vulgaris	2.89	2.69 (Susa)	0.93
		2.75 (Bouin)	0.95

Eledone cirrosa und *Sepia officinalis* sind der Schrumpfung stärker unterworfen als die Larven von Polyp und Kalmar. Die Bouin'sche Lösung wirkt nur bei *Octopus vulgaris* etwas stärker dehydrierend als die Sublimatlösung. Wir haben es unterlassen, die weitere Schrumpfung im alkoholischen Aufbereitungsprozess bis zum Einbetten im Paraplast auch noch zu messen. Wir glauben, mit unserer Zusammenstellung die Problematik absoluter Grössenvergleiche genügend hervorgehoben zu haben, um bei der Interpretation der noch folgenden Zahlen die angemessene Vorsicht zu empfehlen, (Tab. 4).

Wir verfügen im Moment nur über frischgeschlüpfte und adulte Tiere. Mit zwei Messpunkten aus einer Entwicklungskurve können wir lediglich Proportionsunterschiede, nicht aber die kontinuierlichen Proportionsveränderungen vom Embryo zum Adulttier beschreiben.

In der folgenden Tabelle (Tab. 6) stellen wir die absoluten Körper- und Gehirnvolumina frischgeschlüpfter und geschlechtsreifer Tiere einander gegenüber. Das Gehirnvolumen wird in ‰ des Körpervolumens ausgedrückt. Aus der Aufstellung gehen die Vermehrungsfaktoren für Gesamt- und Gehirnvolumen, sowie schliesslich auch der entsprechende Allometrieexponent des letzteren hervor. Diese nach der Formel von SNELL (1891) zu errechnende Grösse drückt hier die Volumenzunahme des Gehirns als exponentielle Funktion derjenigen des Körpers aus.

Wir müssen berücksichtigen, dass es sich bei den Zahlen der frischgeschlüpften Tiere (XX) um Mittelwerte handelt, bei denjenigen der adulten dagegen um Angaben einzelner relativ grosser, geschlechtsreifer Tiere.

TABELLE 4

Absolute Volumina der Ganglien von frischgeschlüpften Cephalopoden.

	OCTOPUS vulgaris	*ELEDONE cirrosa*	*ARGONAUTA argo*	*SEPIA officinalis*	*ROSSIA spec.*	*SEPIOLA spec.*	*SEPIETTA oweniana*	*SEPIETTA obscura*	*LOLIGO vulgaris*	*ALLOTEUTHIS media*
L. buccalis superior	2.061*	15.803	0.777	39.5	20.47	4.43	4.63	3.06	2.64	1.54
L. frontalis inferior	1.027	13.190	0.601	23.3	12.85	2.47	2.50	1.85	1.79	0.97
L. frontalis superior	1.469	15.327	0.734	92.2	28.60	7.21	8.14	4.17	4.70	2.04
L. subverticalis	0.324	5.775		45.7	14.06	3.03	3.46	1.79	1.94	0.93
L. subfrontalis	0.071	1.769	0.033							
L. verticalis	0.785	12.814	0.359	146.3	44.73	8.50	9.82	5.12	4.59	2.41
L. basalis anterior	3.535	28.218	1.066	178.9	71.75	18.31	18.33	10.65	13.74	7.04
L. basalis posterior	10.749	97.371	4.070	645.1	215.20	54.11	55.24	34.11	43.28	18.52
L. brachialis	3.346	44.724	1.303	98.1	66.04	11.94	10.92	7.83	5.91	2.73
L. pedalis	6.703	58.782	3.101	503.7	191.39	41.43	45.13	29.03	34.99	16.04
L. pallio-visceralis	10.411	104.073	5.551	408.7	113.75	44.26	39.20	25.00	24.95	10.12
G. buccale inferius	0.930	8.109	0.510	24.8	13.31	3.15	2.98	1.77	1.56	0.70
G. stellare	0.878	10.281	0.446	57.6	13.76	5.37	4.31	2.65	2.08	0.91
G. gastricum	0.354	3.845	0.252	10.1	4.75	1.82	0.97	0.60	0.62	0.29
G. subradulare	0.165	1.356		0.48					0.08	
G. opticum	23.010	284.358	10.274	2 545.4	806.00	181.61	205.94	125.79	125.23	47.30
Gehirn total	40.260	392.587	17.363	2 107.8	744.30	188.23	188.97	117.75	133.95	59.86

* a . 10^{-3} mm^3 für sämtliche Werte aller Arten

TABELLE 6

Das Gehirnvolumen (V_G) in ‰ des Körpervolumens (V_K) bei frischgeschlüpften (XX) und adulten (ad) Tieren. Der Vermehrungsfaktor F von V_G und V_K zwischen Schlüpf- und Reifestadium. Der cerebrale Allometrieexponent a zwischen Schlüpf- und Reifestadium.

	$V_{K(ad)}$	$V_{G(ad)}$	$\frac{V_{G(ad)} \cdot 1000}{V_{K(ad)}}$	$V_{K(XX)}$	$V_{G(XX)}$	$\frac{V_{G(XX)} \cdot 1000}{V_{K(XX)}}$	F von V_K	F von V_G	a
Octopus vulgaris	1 714 cm³	2.426	*1.42 ‰*	2.4 mm³	0.040 mm³	*16.7 ‰*	*715 · 10³*	*60 · 10³*	*0.82*
Eledone cirrosa	316	1.495	*4.73*	16.7	0.393	*23.6*	*18.9 · 10³*	*4 · 10³*	*0.84*
Sepia officinalis	850	1.371	*1.80*	150.0	2.107	*14.1*	*6 · 10³*	*0.65 · 10³*	*0.74*
Loligo vulgaris	320	1.913	*6.00*	5.2	0.134	*25.8*	*62 · 10³*	*14 · 10³*	*0.87*

Der Interpretation von Vermehrungsfaktor und insbesondere von Allometrieexponent sind wegen des Fehlens von Zwischenstadien und wegen der stark differierenden Ontogenesemodi enge Grenzen gesetzt. *Octopus vulgaris* zeigt in bezug auf Körper- wie auf Gehirnvolumen den grössten Vermehrungsfaktor, gefolgt von *Loligo vulgaris*. Beide weisen den Ontogenesemodus mit frühem Schlüpfmoment auf. *Eledone cirrosa* hat wegen ihrer langen Embryonalentwicklung und des entsprechend gut entwickelten Schlüpfzustandes einen viel geringeren Vermehrungsfaktor, *Sepia officinalis* zwangsläufig einen extrem kleinen.

Die Vermehrungsfaktoren können näherungsweise als Mass des Schlüpfzustandes gewertet werden. Der cerebrale Allometrieexponent freilich ist kaum interpretierbar, weil er aus nur zwei Messpunkten errechnet ist. *Sepia officinalis* zeigt den niedrigsten Wert (0.74). Das legt den Schluss nahe, dass die cerebrale Wachstumskurve der drei übrigen Arten (mit Werten zwischen 0.82 und 0.87) der somatischen Kurve ähnlicher verläuft als bei *Sepia officinalis*. Wir hüten uns aber vor einer endgültigen Deutung dieser Zahlen, weil wir aus zahlreichen diesbezüglichen Arbeiten wissen, dass die Ursachen allometrischen Wachstums nicht vollständig bekannt sind. Wir nehmen sie zur Kenntnis als Ausdruck eines nicht nur unter Mollusken verbreiteten Ontogenesemerkmales und hoffen, durch spätere Vergleiche innerhalb der Familie der Octopodidae, welche hinsichtlich Schlüpfmoment eine breite Streuung zeigen, Genaueres zum Problem der cerebralen Allometrie beitragen zu können.

VIII. DISKUSSION

Die Tatsache, dass das Cephalopodium der Tintenfische im Schlüpfstadium vom Zentralnervensystem geradezu ausgefüllt wird, (Abb. 2, 3, 4), hat bei vielen Avertebraten ihre Entsprechung, (FIORONI und PORTMANN, 1968, *(Fusus, Gastropoda)*; FIORONI, 1970, *(Galathea, Crustacea)*; eigene Beobachtungen an *Buccinum* und *Limnea*). Sie hat uns auf die Suche nach Ausmass, Gesetzmässigkeiten und Ursachen allometrischen Wachstums geführt. Schon 1933 mag die gleiche Situation TEISSIER bei der Frage nach der cerebro-pallialen Allometrie juveniler bis adulter Decapodenformen Pate gestanden haben. Er hat nach Messungen von Mantellänge und Hirndurchmesser an ungleich grossen Individuen postuliert, dass die Zunahme der zweiten Grösse der ersten nur in einer Potenz von 0.7 bei *Loligo vulgaris* und 0.48 bei *Sepia officinalis* folgt. Er hielt daran fest, dass die Allometrie einfach, d. h. über die ganze Zeitspanne der untersuchten Exemplare konstant sei. Der französische Autor hat zwar frischgeschlüpfte Tiere der Species *Sepia officinalis* mit in die Untersuchung einbezogen, hat es aber unterlassen, auch Werte von Kalmarlarven zu publizieren.

Die Extrapolation der Messwerte von TEISSIER zurück in die frühe postembryonale Phase ermöglicht theoretisch das Aufstellen hypothetischer Hirngrössen von Larven. Die Differenz dieser Grösse zu unserer tatsächlich gemessenen bringt eine nicht „einfache" Allometrie ans Tageslicht. Sie führt uns zurück zu der eingangs gemachten Feststellung (p. 1075), wonach bei einfachen Allometrien beschleunigtes oder verzögertes Wachstum der einen Komponente zu Unregelmässigkeiten in der Regressionsgeraden führen kann.

Ohne dass wir die Wachstumskorrelation in der ganzen postembryonalen Lebenszeit dokumentieren können, — wir verfügen im Moment von keiner Species über genügend Juvenilstadien —, halten wir es für wahrscheinlich, dass das weitere Wachstum des larvalen Gehirns, gemessen am Gesamtwachstum der Larve, wesentlich stärker negativ allometrisch verläuft als das späterer Stadien.

Über die Ursachen von Allometrien herrschen zum Teil sich widersprechende Auffassungen. Schon GALILEI (1718) betont, dass unterschiedlich grosse Tiere gleicher Species aus funktionalen Gründen verschieden proportioniert sein müssen, weil grosse Tiere im Verhältnis zum Körpervolumen geringere Oberflächen besitzen als kleinere. Dem steht die Ansicht von DINNENDAHL und KRAMER (1957), RÖHRS (1961) u. a. nahe, wonach Allometrien der Ausdruck funktionalerAnpassung seien. Dagegen hält HUXLEY (1932) Allometrien als in Ontogenese und Phylogenese a priori wirksame Prinzipien.

Die Gegensätzlichkeit der Auffassungen wiederspiegelt deutlich die enormen Schwierigkeiten, welche die Zerlegung allometrischer Gesetzmässigkeiten in eine phylogenetische und eine funktionale Komponente bereitet. Nur durch die intensive Bearbeitung einer lückenlosen Reihe von Stadien, auch embryonalen, wäre es uns möglich, überhaupt an eine diesbezügliche Interpretation zu denken.

Die Untersuchung von Proportionsverhältnissen im Zentralnervensystem embryonaler Cephalopoden kann Aufschluss geben über intracerebrale Prioritäten der Ontogenese einzelner Loben. Die Frage, ob Prioritäten aufgrund funktionaler Bedürfnisse auftreten oder aber Ausdruck phylogenetischer Gesetzmässigkeiten sind, ist wegen der Verschränkung dieser beiden (und zweifellos noch anderer) Ursachen unrichtig gestellt. Wir können lediglich vermuten, dass zuweilen die eine Komponente einen stärkeren selektiven Druck ausübt als die andere. Es wird uns aber nie gelingen, intraspezifische Proportionsunterschiede verschiedener Stadien auf diese oder jene Ursache zwangsläufig zurückzuführen, solange wir nicht vollständig im Bilde sind über den cerebralen Ontogeneseverlauf und die Biologie naher Verwandter der untersuchten Art.

Viele benthische Octopoden sorgen durch frühschlüpfende Larven, welche zum Teil Wochen frei schwimmend im Plankton verbringen, für ihre Artverbreitung. Dadurch wird ein starker selektiver Druck in Richtung auf ein gutes Schwimmvermögen der Larve ausgeübt. Unsere drei Octopoden schlüpfen als mehr oder weniger primitive Larven aus, mit zahlreichen transitorischen Organen

versehen. Ihre zu diesem Zeitpunkt überdimensionierten Zentren der Schwimmmotorik (Lobus pallio-visceralis und Basalloben) entsprechen der Notwendigkeit der Artverbreitung. Erst wenn diese Situation auch bei adultnah schlüpfenden (grosseiigen, MANGOLD, 1966) Species benthischer Octopoden untersucht wird, welche unverzüglich die endgültige, bodennahe Lebensweise aufnehmen, kann vielleicht festgestellt werden, wieweit es sich dabei tatsächlich um eine funktionale Anpassung handelt (Abb. 20-22).

Ist die relativ gut entwickelte Schwimmotorik frischgeschlüpfter Octopodenlarven möglicherweise durch Anforderungen des frühen postembryonalen Lebens verursacht, so halten wir die überdimensionierte Entwicklung des sensiblen Tastzentrums (Lobus frontalis inferior) der Larven von *Argonauta argo* eher als zur Hauptsache phylogenetischen Ursprungs. Das „Papierboot" gilt als ein von benthischen Octopoden hergeleiteter, in Bezug auf Brutpflege hochspezialisierter Polyp, (NAEF, 1928). Die sekundäre Schale ermöglicht ihm trotz pelagischer Lebensweise eine Brutpflege. Er orientiert sich mehrheitlich visuell; das Tastsinneszentrum adulter Tiere erreicht nicht annähernd Grösse und Leistungsfähigkeit bodennah lebender Octopoden, (WIRZ, 1959). Trotzdem ist im Schlüpfmoment der untere Frontallobus mindestens ebensogross wie bei seinen benthischen Verwandten. Es scheint, dass *Argonauta*larven eine Situation benthischer Vorfahren ontogenetisch rekapitulieren.

Die Zentren höchster cerebraler Leistung — Lobus verticalis und Lobus subfrontalis — sind bei allen untersuchten Formen erst wenig entwickelt. Das entspricht durchaus ihrem geringen phylogenetischen Alter. Der Lobus brachialis gehört in die gleiche Gruppe neugebildeter Strukturen, welche sich postembryonal, gemessen am Gesamthirn, allometrisch positiv entwickeln.

Wir wissen seit BOYCOTT und YOUNG, dass die optischen Ganglien sehr eng mit der Aktivität der Loben des Verticalissystems korreliert sind. Sie sind in ihrer heutigen Struktur (als Sinnes- und Assoziationszentren) ebenso wie die ihnen übergeordneten Integrationszentren als abgeleitet zu betrachten. Bei acht Arten haben wir im Schlüpfzustand unterdimensionierte, bei nur zwei (*Sepia officinalis* und *Rossia* spec.) überdimensionierte optische Ganglien gemessen. Wir führen den zweiten Fall auf mindestens drei Ursachen zurück: Den relativ späten Schlüpfmoment, das, gemessen an anderen Sepioiden, geringe Adultvolumen und schliesslich — als funktionale Adaptation — den Zwang zu baldiger Nahrungssuche.

Die Sepioiden sind, was ihre Ganglienrelationen im Schlüpfstadium betrifft, eine sehr uniforme Gruppe. Die Grösse ihrer interspezifischen Proportionsunterschiede ist vermutlich weniger auf verschiedene funktionale Bedürfnisse als vielmehr auf den von Art zu Art etwas variierenden Zeitpunkt ihres Ausschlüpfens zurückzuführen. Bei allen Sepioiden sind die höheren motorischen Zentren, das primäre sensorische Tastzentrum und der Pedallobus mehr oder weniger über-

dimensioniert. Wir sind aber nicht in der Lage, aus den cerebralen Proportionsdiagrammen (Abb. 23-25) irgendeine spezifisch larvale Anpassung zu ersehen, wie das bei Octopodenlarven mit der Schwimmotorik der Fall ist. Der Lebensmodus der spät schlüpfenden Sepioidea wird sich im Gegensatz zu dem der Larven benthischer Octopoden ja nicht mehr wesentlich ändern.

Die Teuthoidenlarven haben beide die gleichen Loben unterdimensioniert wie die Sepioiden, verfügen aber zudem über ein sehr gering entwickeltes optisches Ganglion. Das ist ein Charakteristikum frühschlüpfender Larven, welches bei Teuthoiden (mit sehr grossen optischen Adultvolumen) besonders deutlich hervortritt. *Loligo vulgaris* und *Alloteuthis media* nehmen bereits als Larven im Pelagial die Lebensweise adulter Kalmare auf. Kein Anzeichen im Gehirn weist deutlich darauf hin, dass spezifische Eigenschaften ausgebildet wären, die nicht auch beim Adulttier vorkommen. Die Proportionsunterschiede zu Sepioiden sind lediglich die Folge des frühen Schlüpfmomentes (Abb. 26+27).

Die Volumenbeziehung zwischen den primären sensiblen und den übergeordneten assoziativen Zentren ergibt nach WIRZ (1959) ein Mass der Cerebralisationshöhe. Die drei höchstcerebralisierten Arten unserer Reihe — *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Sepia officinalis* — zeigen diese Evolutionstendenz schon im Schlüpfmoment deutlich, relativ unabhängig davon, ob sie als Larven schlüpfen oder als adultähnliche Jungtiere.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Nervensystem frischgeschlüpfter Stadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten wird mit Hilfe einer eigens angefertigten optischen Integrationsplatte im Punktzählverfahren ausgemessen. Die absoluten und relativen Volumina von zehn Gehirnloben und fünf peripheren Ganglien sind für intra- und interspezifische Vergleiche zusammengestellt. Der Vergleich von Schlüpfstadium und Adultform lässt Prioritäten in der cerebralen Ontogenese der drei Ordnungen feststellen:

Octopoda. Bei den Larven von *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Argonauta argo* sind der Palliovisceralloblus und die höheren motorischen Zentren durchwegs relativ grösser als bei den entsprechenden Adultformen. Diese Überdimensionierung wird mit der Schwimmotorik während der planktontischen, (früh postembryonalen) Lebensphase dieser drei Arten in Verbindung gesetzt. *Argonauta*-Larven haben im Schlüpfmoment einen stark überdimensionierten Lobus frontalis inferior, (primäres taktiles Sinneszentrum). Dieser Sachverhalt ist vielleicht weniger funktional, sondern eher phylogenetisch bedingt und wird als ontogenetische Rekapitulation einer Situation benthischer Vorfahren verstanden.

Sepioidea. Die Sepioiden sind im allgemeinen relativ grosseiige und adultähnlich schlüpfende Formen; dennoch sind die intracerebralen Proportionen im Schlüpfstadium vom endgültigen Zustand noch weit entfernt. Die höheren motorischen Zentren und der Lobus pedalis sind durchwegs überdimensioniert, bei *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. sind überdies die optischen Ganglien grösser als beim geschlechtsreifen Tier.

Teuthoidea. Die schlüpfreifen Teuthoidenlarven haben die gleichen Gehirnabschnitte gering entwickelt wie die Sepioiden — Lobus verticalis, Lobus brachialis und Lobus pallio-visceralis —, lediglich das optische Ganglion ist bedeutend kleiner, was als Charakteristikum frühschlüpfender Larven gelten kann.

Der interspezifische Vergleich der höheren assoziativen Zentren hat erwartungsgemäss ergeben, dass diese phylogenetisch jüngsten Strukturen — zusammen mit dem Brachiallobus — im Schlüpfstadium generell stark unterentwickelt sind.

Die Errechnung des Cerebralisationsindex nach WIRZ (1959) zeigt, dass die drei adult höchstcerebralisierten Arten unserer Reihe, *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Sepia officinalis* unabhängig von ihrem Schlüpfzustand auch schon im Schlüpfmoment die höchsten Indices aufweisen.

RÉSUMÉ

Le système nerveux d'animaux fraîchement éclos de dix espèces de Céphalopodes méditerranéens a été mesuré à l'aide d'un oculaire d'intégration. Les volumes absolus et relatifs de dix lobes du système nerveux central (cerveau) et de cinq ganglions périphériques ont été calculés. La comparaison des cerveaux des Céphalopodes nouveau-nés avec ceux des adultes met en évidence l'existence de priorités dans l'ontogénèse cérébrale.

Octopodes. Chez les trois espèces examinées, *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* et *Argonauta argo*, le lobe palléo-viscéral et les centres moteurs supérieurs sont relativement plus grands chez les larves que chez les adultes. Ce développement assez important est mis en relation avec l'activité permanente (natation) qu'exige la phase larvaire planctonique. Au moment de l'éclosion *Argonauta* se distingue par un lobe frontal inférieur (centre primaire du sens tactile) remarquablement grand par rapport à celui de l'animal adulte. L'interprétation de ce fait nous semble donnée par la phylogénèse plutôt que par la fonction; il s'agirait d'une récapitulation ontogénique d'un état d'ancêtres benthiques.

Sépioidés. Les Sépioidés qui quittent les œufs, de grande taille, ressemblent tout à fait aux adultes. Cependant, les dimensions relatives des divers lobes du

cerveau sont très différentes. Par toutes les espèces examinées, les centres moteurs supérieurs et le lobe pédieux sont plus volumineux chez les jeunes que chez les adultes. Il en est de même pour les lobes optiques de *Sepia officinalis* et de *Rossia* sp.

Teuthoidés. Chez les larves des Teuthoidés, toutes issues de petits œufs, nous trouvons les mêmes proportions des lobes comme chez les jeunes Sépioidés: développement important des centres moteurs supérieurs et du lobe pédieux, faible développement des centres d'intégration. Il existe cependant une importante différence: chez les Teuthoidés, les lobes optiques sont très petits — fait qui caractérise les espèces à éclosion précoce (courte durée d'incubation).

La comparaison interspécifique des centres d'association démontre que ces structures qui sont phylogéniquement les plus récentes sont, de manière générale, faiblement développées au moment de l'éclosion. Il en est de même pour le lobe brachial.

Les indices cérébraux des animaux nouveau-nés ont été calculés d'après la méthode employée par WIRZ (1959) chez les adultes. Les trois espèces les plus hautement cérébralisées à l'état adulte, *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* et *Sepia officinalis*, le sont déjà au moment de l'éclosion, indépendamment du moment où celle-ci se produit.

SUMMARY

The nervous system of ten Mediterranean species of Cephalopods (newly hatched) is measured with a specially made integration-eyepiece. The absolute and relative volume of ten brain lobes and five peripheral ganglia are presented for intra- and interspecific comparisons.

If we compare newly hatched stages with the adults, we can recognize priorities in the cerebral ontogenesis of the three following systematic orders:

Octopoda. The palliovisceral lobe and the higher motor centres are all relatively larger than in the corresponding adults. This may be related to the swimming activity during the planktonic (early postembryonic) phase of these three species, (*Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* and *Argonauta argo*). This swimming is necessary for the spreading of the species. The larvae of *Argonauta argo* have an extremly large inferior frontal lobe, (primary center of tactile discrimination), at the moment of hatching. This may be simply a structural recapitulation of an ancestral pattern, (benthic octopods were the ancestors of *Argonauta argo*).

Sepioidea. In general the Sepioids are animals with relatively large eggs. Newly hatched animals resemble the adult form, though, at this moment the intracerebral proportions are still a long way from there final state. Generally

the higher motor centers are larger, in addition the optic lobes are observed to be enlarged in *Sepia officinalis* and *Rossia sp.*

Teuthoidea. In *Teuthoids* as in *Sepioids* the same lobes are relatively small at the moment of hatching-vertical lobe, brachial lobe and pallio-visceral lobe. An exception is the optic lobe, which is much less developed in Teuthoids. This is a characteristic of early hatching larvae.

As might be expected, comparison of higher associative centers (vertical and subfrontal lobes) shows that structures modern in terms of phylogeny are generally little developed. This is true of the brachial lobe too.

We calculated the indices of cerebralisation following WIRZ (1959). *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* and *Sepia officinalis* are the three highest cerebralized species. They show the highest indices at the moment of hatching, regardless of their state of development.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

Abucc	Arteria buccalis
Cbp-pv	Connectivum basale posterius-palliovisceral
Cbs-br	» buccale superius-brachiale
Cfi-br	» frontale inferius-brachiale
Cib	» interbuccale
Cso	Commissura supraösophagealis des Lbr
Dg	Dottergang
Gbi	Ganglion buccale inferius
Ggt	» gastricum
Gop	» opticum
Gsr	» subradulare
Gst	» stellare
Lac	Lobus accessorius
Lba	» basalis anterior
Lbp	» basalis posterior
Lbr	» brachialis
Lbs	» buccalis superior
Lfi	» frontalis inferior
Lfs	» frontalis superior
Lpd	» pedalis
Lpv	» pallio-visceralis
Lsf	» subfrontalis
Lsv	» subverticalis
Lv	» verticalis
Max	Maxilla
Nai	Nervus antorbitalis inferior
Nas	» » superior
Nbr I-IV	» brachialis

Nc	Nervus collaris
Nca	» capsulae hepaticae anterior
Ncp	» » » posterior
Ni	» infundibuli anterior
Nii	» interbrachialis inferior
Nim	» infundibuli medianus
Nip	» » posterior
Nmax	» maxillaris
Nmi	» muscularis inferior
Nms	» » superior
Noa	» oculomotorius anterior
Noia	» ophthalmicus inferior anterior
Noip	» » » posterior
Nop	» oculomotorius posterior
Nopi	» ophthalmicus inferior
Nopp	» » superior posterior, Radix posterior
Noppa	» » » » » anterior
Nosa	» » » anterior
Np	» pallialis
Nph	» pharyngicus
Npm	» musculi adductoris pallii mediani
Nrca	» retractoris capitis anterior
Ns	» staticus
Nstg	» stomatogastricus
Nv	» visceralis
Nva	» venae cavae anterior
Oes	Oesophagus
Pbp-pd	Pons basalis posterior-pedalis
Pbp-pv	» » » -pallio-visceralis
Rad	Radula
Spd	Speicheldrüse
Spg	Speichelgang
Stc	Statocyste
T	Tentakel

LITERATUR

Bobretzky, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Nachr. Ges. Freunde Naturkennt. Moskau, 24: 1-73. (Russisch).

Boycott, B. B. 1961. *The functional organization of the brain of the cuttlefish Sepia officinalis.* Proc. R. Soc. (B) 153: 503-534.

— and J. Z. Young. 1955. *A memory system in Octopus vulgaris Lamarck.* Proc. R. Soc., (B) 143: 449-480.

Chéron, J. 1866. *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des céphalopodes dibranchiaux.* Ann. Sci. nat. Zool. (5) 5: 5-122.

Cuvier, C. 1817. *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques.* Paris.

Dietl, M. J. 1878. *Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere.* I. *(Cephalopoden, Tethys.)* S. ber. Akad. Wiss. Wien, 77: 481-532.

DINNENDAHL, L. und G. KRAMER. 1957. *Über grössenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen.* J. Ornith. 98 (3): 282-312.

FAUSSEK, V. 1900. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitt. zool. Staz. Neapel 14: 83-238.

FIORONI, P. 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. suisse Zool. 71: 777-803.

— 1970. *Die organogenetische und transitorische Rolle der Vitellophagen in der Darmentwicklung von Galathea (Crustacea, Anomura).* Z. Morph. Tiere 67: 263-306.

— und A. PORTMANN. *Zur Morphogegnese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobranchia).* Rev. suisse Zool. 75: 833-882.

GAHM, J. 1968. *Ein Revolverokular zur Bestimmung von Längen, spezifischen Oberflächen und prozentualen Volumenanteilen.* Zeiss Informationen, Heft 70: 138-143.

GALILEI, G. 1718. *Discorsi e dimonstratione matematiche Opere.* T. II, Firenze.

GRAY, J. A. B. 1960. *Mechanically excitable receptor units in the mantle of the octopus and their connexions.* J. Physiol. 153: 573-82.

HANSTRÖM, B. 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere.* J. Springer, Berlin.

HUXLEY, J. 1932. *Problems of relative growth.* Methuen & Co., London.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER. 1909. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.* G. Fischer, Jena. Neue Auflage.

LANKESTER, E. R. 1875. *Observations on the development of the Cephalopoda.* Quart. J. micr. Sci. 15: 37-47.

MANGOLD, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.* Vie. Milieu, Suppl. N° 13.

— 1966. *Taille des œufs et phase postembryonnaire chez les Céphalopodes.* Documenta Geigy, Nautilus 1.

— und P. FIORONI. 1971. *Die Sonderstellung der Cephalopoden.* Zool. Jb. (Syst.). 97: 522-631.

MEISTER, G. i.V. *Die Organogenese von Loligo vulgaris Lam. (Mollusca, Cephalopoda, Teuthoidea, Myopsida, Loliginidae).* Rev. suisse Zool.

NAEF, A. 1921-1928. *Die Cephalopoden.* In: *Fauna e Flora del Golfo di Napoli.* Monogr., 35. (2 Bände). Friedländer, Berlin.

PFEFFERKORN, A. 1915. *Das Nervensystem der Octopoda.* Z. Zool. 114: 425-531.

RÖHRS, M. 1961. *Allometrieforschung und biologische Formanalyse.* Z. Morph. Anthrop. 51 (3): 289-321.

STEINACH, E. 1901. *Über die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden.* Pflüg. Arch. Ges. Physiol. 87: 1-37.

TEISSIER, G. 1933. *Sur la croissance du système nerveux central chez les Céphalopodes.* C. R. Soc. Biol. 112: 777-779.

THORE, S. 1933. *Beiträge zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie des zentralen Nervensystems der dibranchiaten Cephalopoden.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 17 (3): 313-506.

USSOW, M. 1881. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Arch. Biol. 2: 553-635.

VIALLETON, M. L. 1885. *Les centres nerveux des Céphalopodes.* C. R. Acad. Sci. Paris 101: 1016-1018.

WELLS, M. J. 1959. *A touch-learning centre in Octopus.* J. exp. Biol. 36: 590-612.
— 1962. *Brain and behaviour in Cephalopods.* Stanford, Calif., Stanford University Press.
WIRZ, K. 1959. *Etude biométrique du système nerveux des Céphalopodes.* Bull. biol. 93: 78-117.
YOUNG, J. Z. 1962. *The retina of cephalopods and its degeneration after optic nerve section.* Philos. Trans. B. 245: 1-18.
— 1963. *The number and sizes of nerve cells in octopus.* Proc. zool. Soc. Lond. 140: 229-54 .
— 1964. *A Model of the Brain.* Oxford, Clarendon Press.
ZUEV, G. V. 1966. *Functional basis of the exterior structure in Cephalopods.* Kiev, Nauk. Dumka. 140 pp. (russisch).